© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Zecken und Temperatur

Hans Dautel

Abstract: **Ticks and temperature**. Temperature exerts an outstanding influence on development, survival and distribution of ticks. Tick developmental rates increase non-linearly with increasing temperatures, whereby later/larger stages usually have longer developmental times than earlier/smaller stages at the same temperature. Developmental zero temperatures typically range between about 7 and 18 °C, depending on species and stage. Chill coma often occurs at temperatures as low as 5 °C or below in species from temperate regions. At subzero temperatures, most ticks exhibit a distinct supercooling ability down to –15 °C. Nevertheless, only small amounts of low molecular weight antifreeze substances have been detected in ticks. All tick species investigated proved highly susceptible to inoculative freezing. Ticks often survive unfavourable temperature conditions involving heat or cold in a state of dormancy, i.e. diapause or quiescence. Both forms of dormancy are regularly used to synchronise the tick's life cycle with the seasons. In addition to dormancy, a low basal metabolism observed in certain tick species may also favour survival at low temperatures. The geographical distribution of ticks depends not only on biotic conditions, such as the presence of hosts. Extreme temperatures, or the temperature sum available for development of critical stages within a season, also influence the geographic area of tick distribution.

Key words: Tick, development, diapause, cold hardiness, supercooling, temperature, geographical distribution, developmental zero, inoculative freezing, chill coma, high temperature.

Inhaltsübersicht

1. Einleitung 150
2. Temperatur und Entwicklung 151
3. Dormanzen 152
4. Kälte 155
   4.1. Mechanismen der Kältetoleranz 155
   4.2. Zecken und Kälte 156
      4.2.1. Unterkühlungskapazität 156
      4.2.2. Kältetoleranz 157
      4.2.3. Inokulatives Gefrieren 160
      4.2.4. Frostschutzmittel 160
5. Hitze 161
6. Aktivität bei tiefen Temperaturen 162
7. Temperatur und geographische Verbreitung 163
8. Zusammenfassung 164
9. Literaturverzeichnis 165

H. Aspöck (Hrsg.):
Krank durch
Arthropoden,
Denisia **30** (2010):
149–169

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

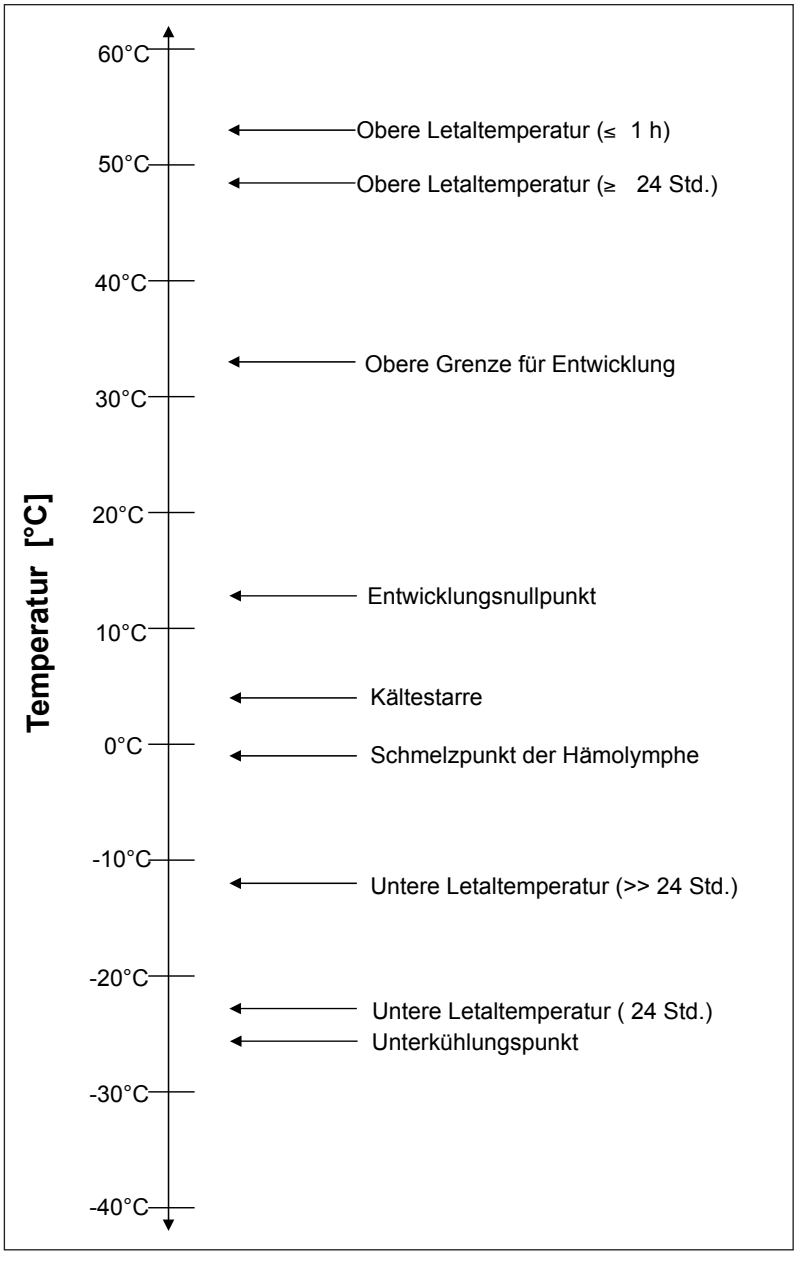

Abb. 1: Grenzwerte der Temperatur für bestimmte Lebensvorgänge bei Arthropoden (schematisch). Angegeben sind typische Temperaturbereiche, die je nach Art, physiologischem Zustand und Jahreszeit sehr unterschiedlich sein können.

1. Einleitung

Zecken sind obligate Ektoparasiten landlebender Wirbeltiere. Unter den weltweit mehr als 900 Zeckenarten (HORAK et al. 2002; BARKER & MURRELL 2008) gibt es nur eine Spezies, die Lederzecke *Ornithodoros transversus*, die zum stationären Parasitismus übergegangen ist und ihr gesamtes Leben auf dem Wirt, der Galapagosschildkröte (*Geochelone nigra*) verbringt. Einige wenige Arten aus den Gattungen *Rhipicephalus* (ehemals Gattung *Boophilus*), *Margaropus*, *Dermacentor* oder *Otobius* verbringen ebenfalls einen Großteil ihres Lebens auf dem Wirt. Die vollgesaugten Weibchen verlassen diesen aber, um in der Vegetation Eier zu legen. Die daraus resultierenden Larven müssen dann einen neuen Wirt finden. Alle übrigen Zeckenarten weisen dagegen mehrere freilebende Entwicklungsstadien auf und verbringen die weitaus meiste Zeit ihres Lebens im Freiland. Dort sind sie den wechselnden klimatischen Bedingungen ihres Habitats ausgesetzt. Unter den verschiedenen Klimafaktoren übt die Temperatur einen herausragenden Einfluss auf Zecken aus.

Abbildung 1 zeigt kritische Temperaturbereiche wie sie typischerweise bei Arthropoden und damit auch bei Zecken auftreten. So gibt es eine untere und eine obere Letaltemperatur. Diese markieren die Extreme, innerhalb derer eine gegebene Art existieren kann. Der Einfluss der Temperatur ist in diesen Grenzbereichen jedoch stark von der Zeitdauer der Exposition abhängig und die Angabe einer Letaltemperatur ist daher erst dann aussagekräftig, wenn auch die (experimentelle) Expositionsdauer angegeben wird. Der Temperaturbereich, der eine Entwicklung ermöglicht, ist meist deutlich schmaler und befindet sich zwischen dem Entwicklungsnullpunkt (der Temperatur unterhalb derer keine Entwicklung stattfindet) und der oberen Grenze für eine Entwicklung. Die Embryonalentwicklung ist in der Regel auf einen noch engeren Bereich innerhalb dieser Grenzen beschränkt. Schließlich gibt es Temperaturbereiche oberhalb und vor allem unterhalb dieser Grenzen, in denen die Arthropoden zwar für mehr oder weniger lange Zeit überleben, sich aber nicht entwickeln können. Diese stellen eine besondere physiologische Herausforderung für den Organismus dar und können für das Überleben von großer Bedeutung sein. Daher haben Arthropoden oftmals Mechanismen entwickelt um sich an derartige, saisonal oder tageszeitlich schwankende Temperaturbedingungen anzupassen. Hierzu gehören insbesondere Dormanzen (Ruhephasen), die das Überdauern ungünstiger Lebensverhältnisse ermöglichen wie auch physiologische Adaptationen, die dem Schutz vor Kälte- oder Hitzeeinflüssen dienen (s. Kapitel 6 und 7). Solche oft saisonal in Erscheinung tretenden Anpassungen beeinflussen wiederum die letalen Temperaturgrenzen, so dass diese sich im Jahresverlauf verschieben können.

Zecken sind allerdings – wie alle wechselwarmen Tiere – auch in weniger extremen Temperaturbereichen in vielfältiger Weise direkt von der Temperatur abhängig (BEGON et al. 1991). Wie in Kapitel 9 gezeigt wird, kann das geographische Vorkommen einer Zeckenspezies nicht nur durch Temperaturextreme (z. B. tiefe Wintertemperaturen), sondern auch durch die für ihre Entwicklung notwendige Temperatursumme (z. B. im Sommer) begrenzt werden.

In den folgenden Abschnitten wird zunächst der Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von Zecken

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

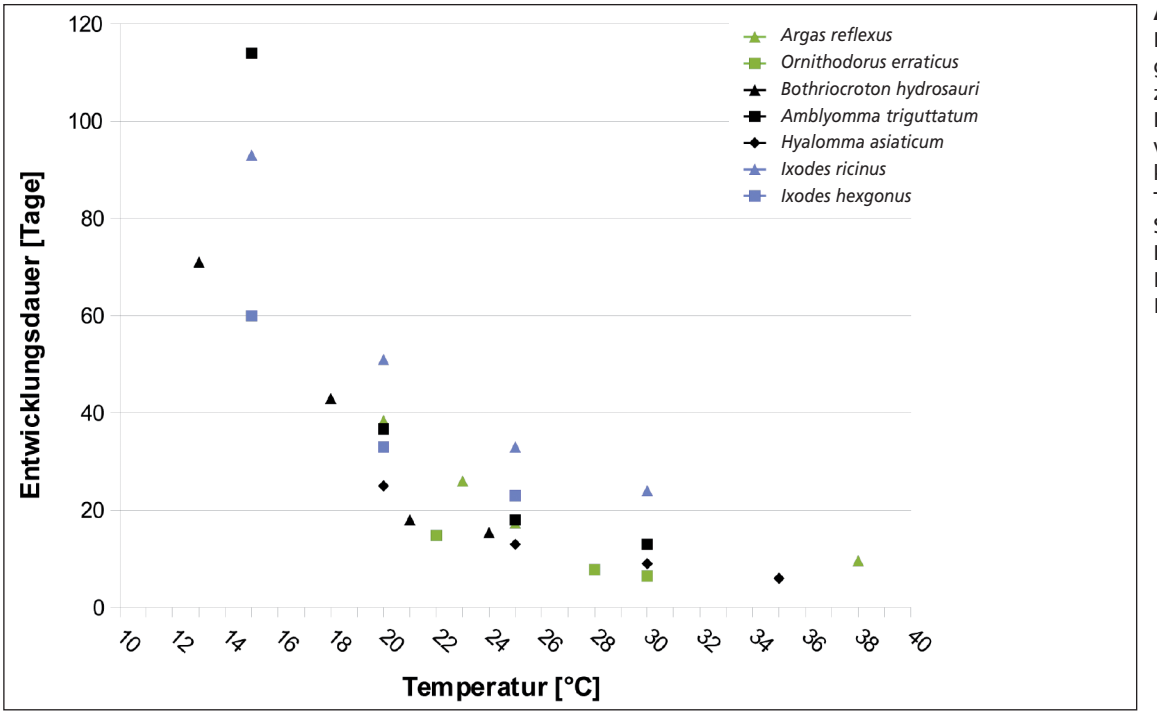

Abb. 2: Entwicklungsdauer gesogener Larven (bis zum Schlüpfen der Nymphen) bei verschiedenen konstanten Temperaturen. Grüne Symbole: Lederzecken, blau: Prostriata, schwarz: Metastriata.

besprochen, bevor das Auftreten von Dormanzen, die Kälte- und Hitzetoleranz und der Einfluss tiefer Temperaturen auf die Zeckenaktivität beleuchtet werden. Zum Schluss werden der Einfluss der Temperatur auf die geographische Verbreitung von Zecken und mögliche Veränderungen im Rahmen des Klimawandels diskutiert.

2. Temperatur und Entwicklung

Enzymatische Reaktionen, der Stoffwechsel und damit auch höhere Lebensäußerungen wie Entwicklung und Aktivität sind sehr stark temperaturabhängig. Empirisch findet man bei ektothermen Tieren, und damit auch bei Zecken, eine mit einer Temperaturerhöhung um 10 °C einhergehende Verdoppelung oder Verdreifachung des Stoffwechsels (HELDMAIER & NEUWEILER 2003). Das bedeutet, dass deren Entwicklungsgeschwindigkeit mit zunehmender Temperatur überproportional stark ansteigt. Bei Zecken ist dies an einer Reihe von Arten belegt, die bei konstant höheren Temperaturen deutlich kürzere Entwicklungszeiten zeigen als bei tieferen Temperaturen. Abbildung 2 zeigt die Entwicklungsdauer gesogener Larven ausgewählter Zeckenarten. Wie klar zu ersehen ist, sinkt die Entwicklungsdauer mit steigender Temperatur innerhalb einer Art nicht linear. Aus derartigen Daten lässt sich der Entwicklungsnullpunkt (EN) berechnen, die Grenztemperatur unterhalb derer keine Entwicklung stattfindet (IKEMOTO & TAKAI 2000). Daneben ist die für die Entwicklung benötigte Temperatursumme, ausgedrückt in Grad-Tagen oberhalb des EN, ein wichtiger Eckpunkt, der die Dauer der Entwicklung eines Stadiums in Abhängigkeit von der Temperatur bestimmt. Tabelle 1 zeigt die für verschiedene Zeckenarten berechneten bzw. geschätzten Parameter für die Embryonalentwicklung. Zeckengattungen, die ihren Vebreitungsschwerpunkt in wärmeren Regionen haben weisen in der Tendenz höhere Entwicklungsnullpunkte auf als solche, die in kühleren Regionen vorkommen. Beispiele für ersteres sind vor allem Lederzecken der Gattung *Argas* sowie Schildzecken der Gattungen *Amblyomma*, *Bothriocroton* (ehemals Gattung *Aponomma* (KLOMPEN et al. 2002), v.a. Parasiten von Reptilien) und *Hyalomma*, die in ariden und semiariden Gegenden tropischer und subtropischer Breitengrade vorkommen und deren EN meist bei 15 °C oder darüber liegen. Auf der anderen Seite des Spektrums stehen Arten der Gattung *Ixodes*, die häufig in gemäßigten oder kühlen Regionen vorkommen und einen EN von 11 °C oder gar deutlich darunter zeigen. Leider gibt es diesbezüglich keine Untersuchungen zu *Ixodes*-Arten, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in wärmeren Regionen, z. B. in Afrika haben. Es wäre interessant herauszufinden, ob der EN bei diesen Arten höher liegt, oder ob er generell an biologische Eigenschaften der Gattung gebunden ist. Nach IKEMOTO (2003) gibt es Belege, dass in der Evolution nahe verwandter Spezies der EN und die notwendige Temperatursumme nicht frei variieren können, sondern dass eine Adaptation an niedrigere EN mit einer entsprechenden Erhöhung der für eine Entwicklung notwendigen Wärmemenge einhergeht. Es ist unbekannt, ob dies auch für Zecken insgesamt, oder aber für kleinere Taxa innerhalb der Zecken zutrifft.

Allgemein lässt sich festhalten, dass größere Entwicklungsstadien bei gegebener Temperatur länger für die Entwicklung benötigen als kleinere. Wie aus Tabel-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 1: Entwicklungsnullpunkt (EN) und die für die Embryonalentwicklung notwendige Temperatursumme in Grad-Tagen (sofern bekannt) für das Eistadium verschiedener Zeckenarten.

Spezies	Herkunft bzw. Verbreitung	EN[1]	Grad-Tage	Quelle
Argas polonicus	Südpolen, Tschechien	15,7 °C	220	SIUDA 1981
Argas arboreus	Afrika	16,4 °C	150	HAFEZ et al. 1971
Argas reflexus	Europa, bis 53°N	13,1 °C	340	BUCZEK 1988
Ornithodoros erraticus	Nordafrika, SW-Europa	>18 °C		EL SHOURA 1987
Carios coniceps	Afrika, Mittelmeer, u.a.	10,4 °C		In: SIUDA 1981
Amblyomma hebraeum	Südl. der Sahara	>15 °C		NORVAL 1977
Amblyomma limbatum	Australien	>15 °C		CHILTON & BULL 1994
Amblyomma triguttatum	Australien	>20 °C		GUGLIELMONE 1992
Amblyomma variegatum	Semiarides Afrika	>15 °C		CENTURIER & KLIMA 1979
Bothriocroton hydrosauri	Australien	>15 °C		CHILTON & BULL 1994
Rhipicephalus (B.)[2] *annulatus*	Ursprünglich West-/Zentralafrika	≈9 °C		STREY et al. 1991
Rhipicephalus (B.) decoloratus	Urspr. südl. d. Sahara	>15 °C		LONDT 1977
Rhipicephalus (B.) microplus	Urspr. Süd- /Ostafrika	>15,6 °C		HITHCHCOCK 1955
Rhipicephalus sanguineus	Afrika	>18 °C		HEATH 1979
Rhipicephalus simus	Afrika außer Westafrika	<15°C		HUSSEIN & MUSTAFA 1987
Dermacentor nitens	Tropisches Süd- und Mittelamerika	15,3 °C	354	VEGA & DIAZ (2000)
Dermacentor reticulatus	Gemäßigtes Europa, Asien	14,2 °C	150-180	ZAHLER & GOTHE 1995
Dermacentor variabilis	Östliche USA	≈18 °C		SMITH 1946
Hyalomma asiaticum	Arides Asien	15,1 °C	322	YAO 1988
Haemaphysalis japonica	Japan	12-15 °C		RYABOVA 1971
Haemaphysalis flava	Japan	12,3 °C	»450	KAKUDA et al. 1990
Haemaphysalis longicornis	Australien, Ostasien	12,2 °C	»310	SUTHERST & BOURNE 1991
Ixodes cookei	USA, Kanada	11,2 °C	454	FARKAS & SURGEONER 1991
Ixodes nipponensis	Japan	7,4 °C		FUJIMOTO 1992
Ixodes ovatus	Ostasien, Japan	6,4 °C*	854	FUJIMOTO 1989
Ixodes rubicundus	Südafrika	6,5 °C	>1500	LINGEN et al. 1999
Ixodes pacificus	Westl. USA	9 °C	588	PEAVEY & LANE 1996
Ixodes ricinus	Europa	8,4 °C	500[3]	RANDOLPH et al. 2002
Ixodes scapularis	Östliche USA	≈11 °C	»650	OGDEN et al. 2004, LINDSAY et al. 1995
Ixodes persulcatus	Osteuropa, Russland	2,2°C		FUJIMOTO 1992

[1] Fand bei einer bestimmten Temperatur keine Entwicklung statt (z. B. 15 °C), so wurde der EN als darüber liegend geschätzt (>15 °C).
[2] (*B.*): ehemals Gattung *Boophilus*
[3] bei 20°C

le 2 zu ersehen ist, benötigt die gesogene Nymphe (mit Ausnahme von *I. cookei* und wohl auch *I. ricinus*) stets länger für die Entwicklung zum Folgestadium als die gesogene Larve. Bei den untersuchten Lederzecken, die eine variable Anzahl von meist zwei bis vier Nymphenstadien durchlaufen, weisen sogar die kontinuierlich größer werdenden Nymphen (N1 bis N4) eine immer länger werdende Entwicklungszeit auf.

Letztendlich ist die temperaturabhängige Entwicklung von Zecken jedoch vor einem ökologisch-physiologischen Hintergrund zu sehen. Denn der gesamte Lebenszyklus einer Zecke muss saisonal sowohl an die abiotischen Gegebenheiten angepasst, als auch insbesondere mit der quantitativen Verfügbarkeit ihrer Wirtstiere synchronisiert werden. In diesem Zusammenhang könnte sogar auch eine langsame Entwicklung adaptiv sein.

3. Dormanzen

Hervorragende Übersichten über alle wesentlichen Aspekte von Dormanzen bei Arthropoden bieten TAUBER et al. (1986), DANKS (1987) und KOSTAL (2006). Neuere Daten zur Physiologie der Diapause finden sich in DENLINGER (2002). Die Autoren unterscheiden zwei grundlegend verschiedene Formen der Dormanz, nämlich Quieszenz und Diapause. Bei der Quieszenz handelt es sich um einen **reversiblen** Zustand verminderter metabolischer Aktivität. Eine Quieszenz wird unmittelbar durch das Auftreten eines limitierenden Faktors, z. B. durch eine tiefe (oder hohe) Temperatur ausgelöst und bei Wiedereintreffen günstiger Umweltbedingungen sogleich wieder aufgehoben. Ein Beispiel für eine Quieszenz von Zecken bei hoher Temperatur wird in Kapitel 7 beschrieben. Bei der Diapause handelt es sich dagegen um einen „neurohormonell vermittelten dynamischen Zustand verminderter metabolischer Aktivität“ (TAU-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 2: Mittlere Entwicklungsdauer [Tage] gesogener Larven oder Nymphen verschiedener Zeckenspezies. In Klammern: Zuchttemperatur.

Spezies	Entwicklungsdauer		Quelle
	Larve	Nymphe	
Ixodes (*I*)[4] *ricinus*	51 (20°C)	52 (20°C)	RANDOLPH et al. 2002[5]
Ixodes (*I*) *jellisoni*	38 (21°C)	44 (21°C)	LANE et al. 1999
Ixodes (*I*) *pacificus*	39 (21°C)	63 (21°C)	PADGETT & LANE 2001
Ixodes (*I*) *minor*	31 (25°C)	37 (25°C)	BANKS et al. 1998
Ixodes (*I*) *schulzei*	14 (27°C)	23 (27°C)	LABRUNA et al. 2003b
Ixodes (*I*) *loricatus*	9 (27°C)	20 (27°C)	SCHUMAKER et al. 2000
Ixodes (*PP*)[6] *ovatus*	40 (20°C)	48 (20°C)	FUJIMOTO 1989
Ixodes (*P*)[7] *hexagonus*	60 (15°C)	75 (15°C)	ARTHUR 1951
Ixodes(*P*) *rugicollis*	30 (20°C)	51 (20°C)	AUBERT 1981
Ixodes (*P*) *canisuga*	17 (20°C)	20 (20°C)	SMITH, 1972
Ixodes (*P*)*cookei*	20 (25°C)	18 (25°C)	FARKAS & SURGEONER 1991
Haemaphysalis leporis-palustris	12 (27°C)	15 (27°C)	LABRUNA et al. 2000
Hyalomma truncatum	11 (26°C)	31 (26°C)	LINTHICUM et al. 1991
Hyalomma asiaticum	25 (20°C)	47 (20°C)	YAO 1988
Amblyomma variegatum	25 (20°C)	42 (20°C)	CENTURIER & KLIMA 1979
Amblyomma limbatum	19 (21°C)	28 (21°C)	CHILTON et al. 2000
Amblyomma triguttatum	≈37 (20°C)	≈135 (20°C)	GUGLIELMONE 1992
Amblyomma neumanni	16 (27°C)	23 (27°C)	AGUIRRE et al.1999
Bothriocroton hydrosauri	18 (21°C)	24 (21°C)	CHILTON et al. 2000
Dermacentor reticulatus	11 (20°C)	19 (20°C)	ZAHLER & GOTHE 1995a
Ornithodoros erraticus[8]	15 (22°C)	20 (22°C)	EL SHOURA 1987
Argas reflexus[8]	33 (20°C)	127 (20°C)	DAUTEL 1995
Argas walkerae[8]	27 (20°C)	70/215/226 (20°C)	PFEIFER 1990
Argas arboreus[8]	20 (20°C)	40/55/75/88 (22°C)	HAFEZ et al. 1971

[4] (*I*): Subgenus *Ixodes*.
[5] berechnet nach der dort angegebenen Formel.
[6] (*PP*): Subgenus *Partipalpiger*.
[7] (*P*): Subgenus *Pholeoixodes*.
[8] die angegebenen Werte beziehen sich auf die Nymphenstadien N1 (*Argas reflexus*) N1/N2 (*Ornithodoros erraticus*), N1/N2/N3 (*Argas walkerae*) sowie N1/N2/N3/N4 (*A. arboreus*).

BER et al. 1986). Im Gegensatz zur Quieszenz wirkt eine Diapause antizipatorisch, d.h. sie wird bereits vor dem Auftreten ungünstiger Umweltbedingungen durch Umwelteinflüsse induziert. Diese stellen in der Regel selbst keine limitierenden Faktoren dar, sondern kündigen als Signalgeber eine kommende Verschlechterung der Lebensbedingungen, z. B. einen kommenden Winter an. Sehr häufig wirkt die Photoperiode als ein induzierender Faktor. Des Weiteren wird eine Diapause nicht sogleich bei Eintreffen günstiger Umweltbedingungen beendet, sondern der Organismus muss hierfür zunächst verschiedene physiologische Phasen durchlaufen. Diese beinhalten u.a. einen reduzierten Metabolismus, eine verstärkte Ausstattung mit Reservestoffen, Stressproteinen und anderen proteinstabilisierenden Molekülen wie Glyzerin (DENLINGER 2002; HAYWARD et al. 2005; LI et al. 2007).

Häufig diapausiert bei Arthropoden, die eine oder mehr Generationen pro Jahr hervorbringen, jeweils nur ein bestimmtes Entwicklungsstadium, z. B. das Puppen-, Adult- oder Eistadium. Zecken, die nicht selten mehrjährige Entwicklungszyklen durchlaufen sind insofern untypisch, als dass innerhalb derselben Art u.U. mehrere Entwicklungsstadien diapausieren. Bei den langlebigen Adulti der Lederzecken kann sogar dasselbe Individuum mehrfach diapausieren (DAUTEL & KNÜLLE 1997a). Häufig ist die Diapause ein wichtiger Regulationsmechanismus, um den Lebenszyklus mit den Jahreszeiten und der Verfügbarkeit von Wirten zu synchronisieren. Gute Übersichten zur Diapause bei Zecken finden sich in BELOZEROV (1982) und SONENSHINE (1988). Bei Zecken tritt eine Diapause vornehmlich in drei Formen in Erscheinung:

a) Verhaltensdiapause

Eine Verhaltensdiapause äußert sich dadurch, dass eine frisch geschlüpfte Zecke nach der Aushärtungsphase und der nachfolgenden Abgabe von Kot (Tage bis einige Wochen nach Ecdysis) weder ein Wirtssuchverhalten zeigt noch bereit ist, einen Wirt zu parasitieren, selbst wenn sie mit ihm direkt in Kontakt gebracht wird. Eine solche Diapause kann je nach Art bei Larven (LA-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 3: Wirtssuchaktives *Ixodes ricinus* Weibchen. Das erste Beinpaar, das die Geruchsorgane beherbergt ist wie ein paar Fühler ausgestreckt.

BRUNA et al. 2003a), Nymphen (FUJIMOTO 1994b), Adulten (SPEYBROECK et al. 2006) oder sogar mehreren Entwicklungsstadien in Erscheinung treten. Eine derartige Diapause wird oft photoperiodisch induziert.

b) Morphogenetische Diapause

Diese wird auch als Entwicklungsdiapause bezeichnet und äußert sich darin, dass sich die gesogene Larve oder Nymphe erst nach erheblicher Verzögerung von Wochen oder Monaten zum Folgestadium häutet, auch wenn die Temperaturen eine kürzere Entwicklungszeit erlauben würden. Die Manifestation der Diapause dürfte dabei in eine frühe Entwicklungsphase fallen, denn es verzögert sich die Zeit zwischen dem Abfallen der Zecke vom Wirt und der Apolysis und nicht die zwischen Apolysis und Ecdysis (FOURIE et al. 2001). BELOZEROV (1982) listet eine Reihe von Arten der Gattungen *Ixodes*, *Haemaphysalis* und *Hyalomma* auf, bei denen eine solche morphogenetische Diapause auftreten kann. Später wurde sie auch bei Vertretern der Gattungen *Amblyomma* und *Dermacentor* gefunden (POUND et al. 1993). Nach SONENSHINE (1988) tritt sie auch bei *Argas lahorensis* auf und wurde vom Autor bei allen Nymphen- sowie dem Larvenstadium von *A. reflexus* gefunden (DAUTEL & KNÜLLE 1997a; 1998b). Bei gesogenen *Ixodes ricinus* Nymphen und Larven tritt unter Freilandbedingungen in Mitteleuropa eine Diapause ein, wenn sie nach Mitte Juli bis Mitte August vom Wirt abfallen (KAHL 1989). Nach BELOZEROV et al. (2002) dürfte für die Induktion sowohl die Photoperiode vor als auch nach dem Saugakt wichtig sein, möglicherweise wirken auch abnehmende Tageslängen induzierend. Hohe Temperaturen (ab ca. 20 °C) können die Induktion einer Diapause jedoch unterbinden, so dass diese in südlicheren Gebieten erst im Herbst auftritt, wenn es dort kühl genug geworden ist (ESTRADA-PENA et al. 2004). Tiefe Temperaturen können eine Induktion verstärken (*I. rubicundus*; FOURIE et al. 2001) oder möglicherweise sogar selbst induzierend wirken (*Argas reflexus*; DAUTEL & KNÜLLE 1998b).

Abb. 4: Taubenzecken (*Argas reflexus*) nach dem Gefrieren (obere Reihe) und ungefroren (untere Reihe).

Eine Diapause im Eistadium ist bei Zecken relativ selten und wurde nur bei *Haemaphysalis pospelovashtromae* und einigen *Ixodes*-Arten entdeckt (BELOZEROV 1982). Hierzu gehören u.a. die südafrikanische *I. rubicundus* und *I. ricinus*, wobei nach eigenen Untersuchungen an *I. ricinus* u.U. nur ein Teil der Eier eines Geleges diapausiert.

c) Reproduktive Diapause

Eine reproduktive Diapause äußert sich darin, dass gesogene Weibchen ihre Eiablage so lange hinauszögern, bis ein saisonaler Zeitpunkt erreicht ist, der den dann schlüpfenden Larven ein sicheres Überleben ermöglicht. Eindrucksvolle Beispiele dafür sind die einheimischen *Dermacentor reticulatus* und *D. marginatus*. Gesogene Weibchen treten bei Langtagbedingungen (und möglicherweise bei abnehmender Tageslänge) in eine Diapause ein und können auch bei Haltung unter konstant 20 °C und 25 °C über Monate hinweg nicht zur Eiablage bewegt werden. Unter natürlichen Bedingungen tritt diese Diapause bei Weibchen auf, die im Sommer und Herbst Blut saugen. Solche Weibchen legen erst nach Kälteexposition im Frühjahr Eier ab.

Auch für Lederzecken ist die reproduktive Diapause charakteristisch (SONENSHINE 1988). Gesogene Weibchen von *Argas reflexus*, die mehrfach Blut saugen und Eier legen können, tun letzteres in Mitteleuropa nur in einem Zeitraum zwischen Mai und August. Die Weibchen sind dabei in der Lage, eine bereits begonnene Eiablage im August abzubrechen und 10 Monate später im neuen Jahr ohne weitere Blutmahlzeit erneut aufzunehmen (DAUTEL & KNÜLLE 1997a).

Häufig ist bei ersteren beiden Formen der Diapause auch das physiologische Alter der Zecken von Bedeutung, wobei die Tendenz zu einer Diapause mit zunehmendem Alter kontinuierlich abnimmt (SPEYBROEK et al. 2006; DAUTEL & KNÜLLE 1998b; BELOZEROV 1982). Der Klarheit halber sei erwähnt, dass eine Quieszenz oder Diapause nicht bedeutet, dass die Zecken zwangsläufig inaktiv, d. h. lokomotorisch nicht aktiv sind. Sie zeigen allerdings kein Wirtssuchverhalten (Abb. 3).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

4. Kälte

Bei Temperaturen knapp unterhalb des EN ist die Entwicklung von Arthropoden zwar unterbunden, das Überleben ist i.d.R. aber nicht akut gefährdet, da sowohl lokomotorische Aktivität erhalten als auch vitale Körperfunktionen intakt bleiben. Dies ändert sich bei sinkenden Temperaturen mit Erreichen der Kältestarre. Ab diesem Zeitpunkt und bei Temperaturen darunter kann sich der Organismus nicht mehr aktiv fortbewegen und oft stehen auch bestimmte physiologische Funktionen nur noch eingeschränkt zur Verfügung. Ein weiterer kritischer Punkt ist bei einer Temperatur erreicht, bei der das Körperwasser des Organismus gefrieren kann, ein potentiell letaler Vorgang. Die folgenden Unterkapitel handeln davon wie Arthropoden, speziell Zecken, mit diesen Anforderungen zurechtkommen. Dabei wird in Kapitel 6.1. zunächst eine Übersicht über grundlegende physiologische Mechanismen gegeben bevor in Kapitel 6.2. die entsprechenden Erkenntnisse bei Zecken dargelegt werden.

4.1. Mechanismen der Kältetoleranz

Die Hämolymphe aktiver (nicht dormanter) Arthropoden, inklusive der Zecken, weist i.d.R. eine Osmolarität von ca. 200 bis 400 mosmol auf. Damit können die Körperflüssigkeiten bereits bei Temperaturen knapp unter 0 °C gefrieren. Die Gefahr besteht darin, dass sich bildendes Eis im Vergleich zu Wasser um 7 % ausdehnt (MERYMAN 1966), was leicht dazu führen kann, dass Zellmembranen reißen und innere Organe irreversibel geschädigt werden. Taubenzecken (*Argas reflexus*) zeigen nach Gefrieren und Auftauen häufig eine rötlich-braune Verfärbung am gesamten Körper, welche wahrscheinlich auf eine gefrierbedingte Schädigung des Mitteldarms zurückzuführen ist (Abb. 4).

Arthropoden verfolgen zwei grundsätzlich verschiedene Strategien, um mit diesem Risiko umzugehen: Sie lassen das Gefrieren entweder zu und können im gefrorenen Zustand überleben oder sie vermeiden einen derartigen Gefriervorgang strikt. Erstere werden als gefriertolerant bezeichnet, letztere als frostempfindlich oder gefrierintolerant.

Gefriertolerante Arten sind aus verschiedenen Insektenordnungen bekannt, deren prominentester Vertreter, die Fliegenlarve *Heleomyza borealis*, eine Temperatur von -60 °C überlebt (WORLAND et al. 2000). Häufig benutzen gefriertolerante Organismen spezielle Proteine, in der angelsächsischen Literatur „ice nucleating agents“ (INAs) genannt, die als Kristallisationskeime wirken und ein kontrolliertes Einfrieren der extrazellulären Hämolymphe bereits bei wenigen Grad unter 0 °C einleiten.

Die meisten Arthropodenarten vermeiden jedoch das Gefrieren ihrer Körperflüssigkeiten. Hierzu gehören sämtliche bislang untersuchten Chelicerata inklusive der Zecken sowie das Eistadium bei allen Arthropoden. Für deren Überleben ist das Phänomen des sogenannten Unterkühlens (engl. supercooling) von großer Bedeutung. Entgegen der landläufigen Meinung gefriert nämlich Wasser nicht ohne Weiteres bei Temperaturen unterhalb des Schmelzpunktes (0 °C), sondern oft erst bei etwas tieferen Graden. Der Grund dafür liegt u.a. darin, dass der Gefrierprozess i.d.R. von Kristallisationskeimen ausgeht, z. B. von Mineralstoffen, die häufig im Wasser vorkommen. Ultrareines Wasser kann jedoch in speziellen Nebelkammern bis nahe -40 °C herunter gekühlt werden, bevor es spontan gefriert. Der Gefriervorgang selbst ist ein stochastischer Prozess. So steigt die Wahrscheinlichkeit, dass sich Wassermoleküle zufällig zu einem Kristallgitter mit kritischem Radius formieren, mit zunehmendem Wasservolumen und abnehmender Temperatur (die kritische Größe schrumpft mit abnehmender Temperatur (CHALMERS 1959). Ebenso steigt die Gefrierwahrscheinlichkeit bei konstanter Frosttemperatur mit dem Logarithmus der Zeit (ANGELL 1982). Diese physikalischen Eigenschaften gelten auch für Arthropoden.

Hier kommt den Arthropoden allerdings ein physikalischer Vorteil zugute: sie sind sehr klein, das körpereigene Wasservolumen ist also gering. Zudem sind etliche Arten in der Lage, z. B. in Vorbereitung auf den Winter, ihre Körperflüssigkeiten von potenten Kristallisationskeimen zu reinigen. Allein durch diese Maßnahme kann ein Gefrieren bei erstaunlich tiefen Frosttemperaturen vermieden werden. Eine effektive Maßnahme ist auch die Entleerung des Darmes, da Nahrung oft Kristallisationskeime enthält. Aus diesem Grund können auch frisch gehäutete Arthropoden oft besonders gut unterkühlen (WORLAND 2005; HAWES et al. 2007).

Man nennt den Zustand, wenn die Hämolymphe bei Temperaturen unterhalb ihres Schmelzpunktes nicht gefroren ist den Zustand der Unterkühlung und die Temperatur, bei welcher der Organismus spontan gefriert den Unterkühlungspunkt (UKP). Der Zustand der Unterkühlung ist allerdings metastabil und es kann spontan zu Eisbildung kommen, wobei Eis bei -10 °C z. B. mit einer Geschwindigkeit von etwa 7 cm/sec. wachsen kann (SALT 1966). Daneben kann Eis auch durch externe Einflüsse, z. B. Erschütterungen oder durch sogenanntes inokulatives Gefrieren entstehen. Letzteres bedeutet das Initiieren des Gefrierprozesses durch externes Kontakteis. Dieses kann über Körperöffnungen oder Poren der Kutikula direkt mit der Hämolymphe in Kontakt kommen oder aufgrund der Differenz des Wasserdampfdruckes zwischen unterkühlter Hämolymphe und Eis langsam in den Körper herein wachsen. Um ein Ge-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

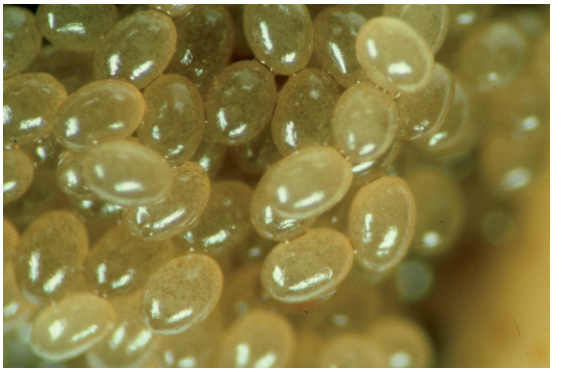

Abb. 5: Eier von *Ixodes ricinus*.

frieren zu vermeiden setzen Arthropoden Frostschutzmittel ein, z. B. niedermolekulare Polyalkohole, die aufgrund ihrer kolligativen Eigenschaften wirken und von denen das bekannteste Glycerol ist. Durch eine Erhöhung der Osmolarität der Hämolymphe bewirken sie eine Erniedrigung des Schmelz- und Gefrierpunktes sowie eine Erhöhung der Unterkühlungskapazität.

Diese grundlegenden Phänomene der Kältetoleranz von Arthropoden sind seit den Pionierarbeiten von Salt bekannt. Später wurden Frostschutzmittel mit völlig anderer Wirkungsweise entdeckt, sogenannte Gefrierschutzproteine. Diese wirken nicht kolligativ sondern lagern sich sehr wahrscheinlich an bestehende Embryokristalle an, so dass diese nicht weiter wachsen können. Nach ihrer Entdeckung in arktischen Fischen wurden sie auch in einer Reihe von Arthropoden gefunden (DUMAN et al. 2004).

Experimentell ist der UKP von Arthropoden relativ einfach zu messen und aus diesem Grund gibt es dazu viele Daten. Es ist damit aber nicht gesagt, dass der untersuchte Organismus auch alle Temperaturen bis zum UKP überlebt. Letale Kälteschäden, vor allem bei längeren Kältephasen treten nämlich oftmals schon bei Temperaturen deutlich oberhalb des UKP auf. Über die Natur der genannten Kälteschäden besteht bis heute kein absolut klares Bild. So werden vor allem Membranfunktionen sowie die Aktivität von Enzymen bei tiefen Temperaturen als kritisch angesehen. Wenn z. B. ein Schlüsselenzym im Stoffwechsel ausfällt, kann es zur Akkumulation bestimmter Stoffwechselprodukte kommen, die mit zunehmender Dauer (Tage, Wochen) zu sogenannten Kälteschäden führen können.

Neben der langfristigen Vorbereitung auf den Winter gibt es bei Arthropoden bei tiefen Temperaturen auch eine kurzfristige Reaktion, die innerhalb von Stunden eintritt. Dieses im englischen als „rapid cold hardening" (RCH) bekannte Phänomen ist bei mehr als 30 terrestrischen Arthropoden untersucht (TERBLANCHE et al. 2007). Die bislang entdeckten Mechanismen zielen v.a. auf eine Stabilisierung der Membranfluidität oder der Konformation von Proteinen. So werden bei Kälte (bereits ab 0 bis +5 °C) vermehrt ungesättigte Fettsäuren wie Ölsäure (MICHAUD & DENLINGER 2006) oder Linolensäure (OVERGAARD et al. 2005) in die Membranen eingebaut. Häufig wird Glyzerin produziert, welches sowohl die metabolische Rate senkt als auch Proteine schützt, indem es die Energiebarriere für Konformationsänderungen erhöht. Auch sogenannte Hitzeschockproteine (heat shock proteins) können kurzfristig hergestellt werden. Ihr Name rührt daher, dass sie ursprünglich als zelluläre Antwort auf Hitze entdeckt wurden. Mittlerweile weiß man aber, dass diese Proteine bei verschiedensten Stresssituationen, u.a. auch Kältestress vom Organismus bereitgestellt werden und sie werden daher auch als Stressproteine bezeichnet.

4.2. Zecken und Kälte

4.2.1. Unterkühlungskapazität

Nach vorliegenden Untersuchungen zählen die Zecken eindeutig zu den frostempfindlichen Organismen. Sämtliche untersuchte Arten überlebten das Gefrieren nicht. Dagegen zeigen Zecken unabhängig von ihrer geographischen Herkunft eine ausgeprägte Fähigkeit zu Unterkühlen, wobei die meisten Arten (ungesogene Adulti) erst bei Temperaturen unter ca. –15 °C spontan gefrieren. Untersucht wurden 19 Arten aus allen größeren Zeckengattungen. Darunter vier Lederzecken (*Ornithodoros moubata*, *O. papillipes*, *Argas reflexus* (DAUTEL & KNÜLLE 1996), *A. walkerae* (STARK & GOTHE 2000)), drei prostriate Schildzecken (*Ixodes ricinus* (DAUTEL & KNÜLLE 1996), *I. scapularis* (BURKS et al. 1996), *I. uriae* (LEE & BAUST 1986)) sowie Vertreter der metastriaten Schildzeckengattungen *Rhipicephalus* (*R. appendiculatus*, *R. sanguineus*, *R. turanicus* (DAUTEL & KNÜLLE 1996)), *Dermacentor* (*D. variabilis* (BURKS et al. 1996), *D. reticulatus*, *D. marginatus* (DAUTEL & KNÜLLE 1996)), *Hyalomma* (*H. anatolicum excavatum*, *H. lusitanicum* (DAUTEL & KNÜLLE 1996)) und *Haemaphysalis* (*H. leachi*, *H. concinna* (DAUTEL & KNÜLLE 1996)). Dabei zeigte das Eistadium stets die tiefsten UKPs, meist zwischen -25 °C und -30 °C, gefolgt von Larven und Nymphen mit UKPs meist im Bereich zwischen -15 °C und -22 °C sowie den Adulti, die z. T. auch vergleichsweise hohe UKPs zwischen -10 °C (gesogene Weibchen) und -20 °C aufweisen. Diese größenabhängigen Werte vertragen sich gut mit der physikalischen Gesetzmäßigkeit, dass kleinere Wasserkompartimente tiefere UKPs aufweisen als größere.

Abweichungen hiervon zeigten sich jedoch bei Nymphen und Adulten von *Ixodes ricinus*, die im Freiland gefangen wurden. Diese wiesen im Vergleich zu einer Laborzucht relativ hohe UKPs zwischen -10 °C und -16 °C auf (DAUTEL & KNÜLLE 1997b). Die Ursachen hierfür sind bislang unklar. Möglicherweise spielt der

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Alterungsprozess der Zecken eine Rolle, denn im Freiland gefangene (und damit wirtssuchaktive) *I. ricinus* weisen je nach Jahreszeit meist schon ein fortgeschrittenes physiologisches Alter auf. Möglicherweise nehmen aktive Zecken im Freiland aber auch auf dem einen oder anderen Wege externe Kristallisationskeime auf. Da dieses Phänomen von potentieller Bedeutung für die Überwinterungsfähigkeit von *I. ricinus* ist, verdient es der weiteren Untersuchung.

Bemerkenswert ist, dass Zecken auch im vollgesogenen Zustand, nach eigenen Untersuchungen sogar bereits wenige Stunden nach Abfallen vom Wirt, eine hohe Unterkühlungsfähigkeit zeigen. Dies steht im Gegensatz zu vielen Insektenarten, deren UKP bei gefülltem Darm meist stark ansteigt, typischerweise auf Werte zwischen -5 °C und -12 °C (z. B. YOUNG & BLOCK 1980; TANAKA & UDAGAWA 1993). Deshalb entleeren viele Insekten ihren Darm vor der Überwinterung, wohingegen etliche Zecken im gesogenen Zustand überwintern können, so z. B. im Herbst gesogene Larven und Nymphen von *Ixodes ricinus* oder *Argas reflexus*. Bei der circumpolar (Arktis/Antarktis) verbreiteten Zecke *Ixodes uriae* stellen gesogene Individuen sogar den Hauptanteil der überwinternden Individuen dar. Auch gesogene Weibchen können überwintern. Dazu gehören z. B. Weibchen der heimischen *Dermacentor reticulatus* und *D. marginatus* sowie der Lederzecke *Argas reflexus*, die nach Saugakt im Spätsommer/Herbst diapausierend überwintern und erst im Frühjahr mit der Eiablage beginnen. Dies trifft ebenfalls auf *Ixodes ricinus* zu, wobei das Weibchen nicht diapausiert sondern sogar während des Winters Eier legen kann und die Eiablage nur dann unterbricht, wenn die Temperaturen unter ca. 4-6 °C fallen (Abb. 5).

Die vergleichsweise hohe Unterkühlungskapazität gesogener Zecken liegt wahrscheinlich darin begründet, dass das mit der Nahrung aufgenommene Blut keine potenten Kristallisationskeime enthält. So zeigt heparinisiertes Taubenblut, welches in Glaskapillaren unterkühlt wurde, einen mittleren UKP von nahe -20 °C (DAUTEL & KNÜLLE 1996), das eines Pinguins und einer Möwenart immerhin UKPs nahe -10 °C (LEE & BAUST 1987).

Bisherige Laboruntersuchungen zeigten, dass sich der UKP von Zecken nach Kälteakklimatisierung nicht von demjenigen solcher Zecken unterscheidet, die keine Kälteexposition erfuhren (LEE & BAUST 1987; NEEDHAM et al. 1996; DAUTEL & KNÜLLE, 1997b; DÖRR & GOTHE 2001). Auch änderte weder eine sechswöchige Haltung bei Kurztag- noch bei Langtagbedingungen den mittleren UKP, obwohl einige der untersuchten Spezies unter Kurztag oder Langtag in eine Diapause eintreten (DAUTEL & KNÜLLE 1996). Weitergehende Untersuchungen bei der Lederzecke *Argas reflexus* und dem Gemeinen Holzbock *Ixodes ricinus* zeigten, dass diese Unterkühlungsfähigkeit der Zecke ganzjährig vorhanden ist und sich auch auf den gesamten Entwicklungsverlauf gesogener Individuen erstreckt, bis hin zur pharaten Phase und dem frisch geschlüpften Folgestadium (DAUTEL & KNÜLLE 1997b). Eine derart ausgeprägte Unterkühlungsfähigkeit bis ca. -15 °C und darunter findet sich sowohl bei Zeckenarten, die aus den Tropen und Subtropen stammen, als auch bei Arten der gemäßigten Breiten während der Sommermonate. Dies spricht dafür, dass diese Eigenschaft bei vielen Arten nicht adaptiv ist sondern vielmehr zur Grundkonstitution von Zecken gehört.

4.2.2. Kältetoleranz

Es stellt sich daher die Frage, ob der UKP als Anzeiger für eine Kältetoleranz bei Zecken überhaupt von Wert ist. Hierzu kann die untere Letaltemperatur (ULT: untere Temperatur, bei der eine 50 %ige Mortalität beobachtet wird) betrachtet werden. Diese zeigt die von Zecken über einen vergleichsweise kurzen Zeitraum (<24 Std.) tolerierbare Tiefsttemperatur an. Tabelle 3 listet die untere Letaltemperatur bei 24stündiger (ULT_{24}) oder kürzerer Expositionszeit im Vergleich zum UKP auf. Je nach Art und Stadium treten hier deutliche Unterschiede zwischen beiden Werten auf. Die amerikanische *Dermacentor variabilis* z. B. gefriert zwar erst bei knapp -21 °C (Nymphe) bzw. -19 °C (Adultus), sie überlebt eine zweistündige Exposition aber nur bis zu einer Tiefsttemperatur von -14 °C (Nymphe) bzw. -12,5 °C (Adultus), also bei mehr als sechs Grad höheren Temperaturen. Ein ähnlich deutlicher Unterschied findet sich bei Nymphen von *Ixodes scapularis* und auch bei *Amblyomma americanum* liegt die ULT wenige Grad oberhalb des UKP (Tab. 3). Hierbei ist jedoch zu beachten, dass bei den genannten Spezies Laborzecken untersucht wurden, die keine spezifische Kälteakklimatisierung erfuhren.

Untersuchungen an sommer- bzw. winterakklimatisierten *Ixodes ricinus* zeigten jedoch, dass die ULT saisonal schwanken kann (Larve, Nymphe), ohne dass sich der UKP dabei in nennenswertem Umfang ändert (Tab. 3). Dies zeigt, dass *I. ricinus* im Winter spezifische Schutzmechanismen aktiviert, die die Überlebensrate bei tiefen Temperaturen erhöhen. Ähnlich sieht es, wenn auch in abgeschwächter Form, bei *Argas reflexus* aus (Tab. 3). Auch hier lagen die ULTs bei Nymphen und Adulten im Sommer stets über denjenigen im Winter, der Unterschied war aber statistisch nicht signifikant. Lediglich bei gesogenen Larven lag die ULT im Sommer mit -14,7 °C signifikant über derjenigen im Winter (-21,9 °C). Eine zehntägige Kälteexposition der Zecken bei +3 °C im Sommer senkte die ULT gesogener Larven jedoch auf -20,9 °C und damit auf einen Wert

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 3: Unterkühlungspunkt (UKP) und untere Letaltemperatur (ULT) von Zecken bei 2- (ULT_2), 8- (ULT_8) oder 24stündiger (ULT_{24}) Exposition.[9]

Spezies	Parameter	Eistadium	Larve ungesogen	Larve gesogen	Nymphe ungesogen	Nymphe gesogen	Adultus ungesogen	Adultus gesogen
Argas reflexus	UKP [°C]	–24,7±2,4	–25,7±1,6	–23,9±1,5	–25,1±1,5	–24,4±2,3	–23,7±2,1	–22,1±2,1
	ULT_{24} [°C] w[10]	–12,3	–27,6	–21,9	–26,1	–25,8	–22,4	–22,3
	ULT_{24} [°C] s[11]			–14,7 (-20,9)[12]	–21,8	–22,0	–19,8	
Ixodes ricinus	UKP [°C]	–28,1±1,5	–22,8±1,6	–22,1±1,6	–21,6±1,6	–16,2±3,6	–19,5±2,8	
	ULT_{24} [°C] w	–14,5		–18,9	–17,6	–14,4		
	ULT_{24} [°C] s			–14,0	–10,0	–12,5		
Ixodes scapularis	UKP [°C]				<-21,7			
	ULT_8 [°C]		–10,8	–10,8	–16,4	–11,6	–12,4	
Amblyomma americanum	UKP [°C]			–22,2±0,4	–16,0±1,2		–13,3±0,9	
	ULT_2 [°C]				–12,0		–10,5	
Dermacentor variabilis	UKP [°C]				–21,0		–19,0	
	ULT_2 [°C]				–14,0		–12,5	

[9] Alle Angaben aus: Burks et al. (1996); Needham et al. (1996); Vandyk et al. (1996); Dautel & Knülle (1997b).
[10] w: winterakklimatisiert.
[11] s: sommerakklimatisiert.
[12] der Wert in Klammern gibt die ULT nach 10tägiger Haltung bei 3°C an.

der nahe des im Winter gemessenen lag. Damit ist der UKP bei *A. reflexus* – mit Ausnahme des Eistadiums und sommerakklimatisierter gesogener Larven – ein relativ guter Anzeiger für die Kältetoleranz. Ähnlich verhält es sich mit den untersuchten postembryonalen winterakklimatisierten *Ixodes ricinus*, wenngleich dort auch im Winter weiterhin ein paar Grad Unterschied zwischen UKP und ULT bestehen. Erstaunlich ist jedoch, dass die aus dem Mittelmeerraum stammende *Argas reflexus* deutlich tiefere Temperaturen überlebt als die an heimische Winter angepasste *Ixodes ricinus*.

Abb. 6: Häuserruine im ehemaligen West-Berlin. Innerhalb der zerfallenen, aber überdachten Ruine nisteten dutzende von Tauben sowie hunderte von Taubenzecken (*Argas reflexus*).

Da die ULT nur die Tiefsttemperatur für ein kurzzeitiges Überleben anzeigt, eine Überwinterung aber eine Kälteexposition über Wochen und Monate erfordern kann, macht es Sinn, auch die Letalzeit (LZ_{50}: Zeitdauer bis zu der 50 % der Zecken überleben) bei einer konstanten Frosttemperatur zu untersuchen. Tabelle 4 zeigt die ermittelten LZ_{50}-Werte verschiedener Zeckenarten und –stadien. Alle untersuchten winterakklimatisierten *Argas reflexus* überlebten eine Kälteexposition bei -10 °C für mehr als 2 Monate. Ähnlich lange Überlebenszeiten mit anderthalb bis zwei Monaten zeigte – mit Ausnahme der Larven – auch die afrikanische *A. walkerae*. Übertroffen werden die beiden Lederzecken nur von adulten *Dermacentor marginatus* und *D. reticulatus*, welche dieselbe Temperatur für knapp vier bis mehr als fünf Monate überlebten. Dagegen weisen die Larven und Nymphen derselben Spezies im Vergleich dazu außergewöhnlich geringe Überlebenszeiten auf. Dies passt dazu, dass letztere überwiegend im Sommerhalbjahr auftreten und nicht überwintern. Eine etwas geringere Kältetoleranz zeigten winterakklimatisierte *Ixodes ricinus*, die bei konstant -10 °C aber immerhin für etwa 1 Monat überlebten. Da *I. ricinus* auch im geschützten Winterhabitat (Dusbabek et al. 1971; Gigon 1985) z.T. länger anhaltenden Frosttemperaturen ausgesetzt sein kann, sollte dieser Grad an Kältehärte durchaus adaptiv sein. Dagegen dürfte die weitaus deutlicher kältetolerante *Argas reflexus* in ihrem mediterranen Ursprungsgebiet kaum Temperaturen ausgesetzt sein die -20 °C erreichen oder monatelang bei -10 °C liegen. Vielmehr stellt sich die Frage, ob es sich bei der beobachteten Kältetoleranz um eine artimmanente Eigenschaft handelt, die es *A. reflexus* heute ermöglicht, selbst thermisch wenig geschützte Habitate wie Häuserruinen in Mitteleuropa zu besiedeln (Abb. 6).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 4: Mittlere Überlebensdauer (LZ_{50}) verschiedener postembryonaler Entwicklungsstadien von Zecken bei konstant –10°C oder –5°C. *Argas reflexus* und *Ixodes ricinus*: winterakklimatisiert.

Spezies	Stadium	Temperatur	LZ_{50} [Tage]	Quelle
Argas reflexus	ungesogene Larve	–10°C	63,2	DAUTEL & KNÜLLE 1997b
	gesogene Larve	–10°C	77,8	
	ungesogene Nymphe 1	–10°C	66,2	
	ungesogene Nymphe 2	–10°C	>>60	
	ges. Weibchen	–10°C	75,1	
Argas walkerae	ungesogene Larve	–10°C	19,4	PFEIFFER 1990
	gesogene Larve	–10°C	12,5[13]	
	ungesogene Nymphe 1	–10°C	41,5	
	ungesogene Nymphe 2	–10°C	49,6	
	ungesogene Nymphe 3	–10°C	54,4	
	ungesogener Adultus	–10°C	75[13]	
Ixodes ricinus	gesogene Larve	–10°C	29,3	DAUTEL & KNÜLLE 1997b
	ungesogene Nymphe	–10°C	34,1	
	gesogene Nymphe	–10°C	26,3	
	ungesogene Larve	–10°C	8	
Ixodes persulcatus	ungesogene Larve	–5°C	40[13]	FUJIMOTO 1994a
	ungesogene Nymphe	–5°C	>>50[13]	
	gesogene Nymphe	–5°C	10[13]	
Ixodes nipponensis	ungesogene Larve	–5°C	13[13]	FUJIMOTO 1994a
	ungesogene Nymphe	–5°C	>>50[13]	
	gesogene Nymphe	–5°C	<10[13]	
Amblyomma americanum	ungesogener Adultus	–10°C	0,1	NEEDHAM et al. 1996
	ungesogene Larve	–10°C	14[13]	
Dermacentor reticulatus	ungesogene Larve	–10°C	14,3	ZAHLER & GOTHE 1995a ZAHLER & GOTHE 1995b
	gesogene Larve	–10°C	<<7[13]	
	ungesogene Nymphe	–10°C	18,0	
	gesogene Nymphe	–10°C	7[13]	
	ungesogener Adultus	–10°C	>>150[13]	
Dermacentor marginatus	ungesogene Nymphe	–10°C	3,3	DÖRR & GOTHE 2001
	ungesogene Larve	–10°C	1,8	
	ungesogener Adultus	–10°C	111	
Dermacentor variabilis	ungesogener Adultus	–10°C	0,8	HWANG 2006
Margaropus winthemi	ungesogene Larve	–10°C	<<1[13]	GOTHE 1967
Rhipicephalus evertsi	gesogene Nymphe	–10°C	2-3[13]	KALVELAGE et al. 1987
	ungesogene Nymphe	–10°C	3,5[13]	
Rhipicephalus sanguineus	ungesogener Adultus	–10°C	<<6[13]	GOTHE & HAMEL 1973
	ungesogene Larve	–10°C	2[13]	
Rhipicephalus (*Boophilus*) *decoloratus*	ungesogene Larve	–10°C	<<1[13]	GOTHE 1967
Rhipicephalus (*Boophilus*) *microplus*	ungesogene Larve	–10°C	<<1*	GOTHE 1967

[13] geschätzt anhand der Literaturdaten

Äußerst geringe Überlebenszeiten von wenigen Tagen bei -10 °C zeigen dagegen die untersuchten afrikanischen *Rhipicephalus*-Arten (Tab. 4). Demnach ist der UKP bei diesen Arten kein geeigneter Anzeiger für eine entsprechende Kältehärte. Gleiches gilt auch für das Eistadium sämtlicher untersuchter Zeckenarten (Tab. 5). Obwohl die Eier in der Regel die niedrigsten UKPs aufweisen zeigen sie ausnahmslos eine im Vergleich zu den postembryonalen Stadien recht geringe Kältehärte. Offensichtlich ist die Embryonalentwicklung bei Zecken eine sensible Phase, die besondere Ansprüche an die Temperatur stellt. Dies trifft auch für die ansonsten sehr kältetolerante *Argas reflexus* zu, deren Eier bereits bei +3 °C nach einem Monat 50 % Mortalität erfahren und die als einziges Entwicklungsstadium der Spezies nicht in der Lage sind einen durchschnittlichen mitteleuropäischen Winter zu überleben. Dagegen zeigen unter den in Tabelle 5 aufgelisteten Arten die Eier von *Ixodes rici-*

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 5: Mittlere Überlebensdauer (LZ_{50}) des Eistadiums von Zecken bei verschiedenen konstanten Temperaturen.

Spezies	Temp.	LZ_{50} [Tage]	Quelle
Argas reflexus	+3,0	34	DAUTEL & KNÜLLE 1997b
Argas walkerae	-10°C	6,5[14]	PFEIFFER 1990
Ixodes ricinus	-10°C	10,8	DAUTEL & KNÜLLE 1997b
Ixodes persulcatus	-2°C	22[14]	FUJIMOTO 1994a
Ixodes nipponensis	-2°C +4°C	<<10[14] <10[14]	FUJIMOTO 1994a
Amblyomma americanum	+4,4°C	15	KOCH & DUNN 1980
Dermacentor reticulatus	-10°C	6,5[14]	ZAHLER & GOTHE 1995
Dermacentor marginatus	+5°C	<14[14]	DÖRR & GOTHE 2001
Maragropus winthemi	-10°C 0°C	4[14] 9,5[14]	GOTHE 1967
Boophilus decoloratus	-5°C 0°C	<<1[14] 6,3[14]	GOTHE 1967
Boophilus microplus	-5°C 0°C	<<1[14] 6,3[14]	GOTHE 1967

[14] geschätzt anhand der Literaturdaten

nus wahrscheinlich die höchste Kältetoleranz. Hierbei ist zu bedenken, dass der dort ermittelte Wert auf nicht diapausierenden Eiern beruht. Möglicherweise erweisen sich solche *I. ricinus* Eier, die sich in Diapause befinden und kälteakklimatisiert sind als noch kälteresistenter.

In diesem Zusammenhang muss betont werden, dass bei der Untersuchung der Kältetoleranz von Zecken eine eingehende Nachuntersuchung der Individuen unerlässlich ist. So sind Zecken nach eigenen Erfahrungen unmittelbar nach experimenteller Kälteexposition häufig nicht lokomotionsfähig, was mitunter zu einer falschen Einschätzung hinsichtlich der Mortalität führen kann. Die Lokomotionsfähigkeit kann sich im Einzelfall erst nach etlichen Tagen wieder einstellen. Zecken sind also durchaus in der Lage, erlittene Kälteschäden wieder zu reparieren. Auf der anderen Seite können Kälteschäden aber auch erst im weiteren Verlauf der Entwicklung sichtbar werden. So wurde bei gesogenen Larven und Nymphen von *I. ricinus* und gesogenen Larven von *Argas reflexus* nach Langzeit-Kälteexpositionen beobachtet, dass diese sich zunächst normal weiterentwickelten und in die pharate Phase eintraten. Das Folgestadium konnte sich dann aber nicht aus der alten Exuvie lösen. Im Rahmen derartiger Versuche sollte daher immer auch eine ausreichende Nachbeobachtungszeit vorgesehen werden.

4.2.3 Inokulatives Gefrieren

Wann immer ein Arthropod bei Frosttemperaturen direkten Kontakt zu Eis hat, besteht die Gefahr des inokulativen Gefrierens (s. Kapitel 4.1). Dieses Phänomen wurde erstmals von SALT (1963) eingehend untersucht, in den folgenden Jahren jedoch eher als Randphänomen betrachtet. Erst in jüngerer Zeit zeigte sich, dass inokulatives Gefrieren bei bestimmten gefriertoleranten Arten, z. B. Dipterenlarven (GEHRKEN & SOUTHON 1992) oder Nematoden (WHARTON & BLOCK 1993) ein regelmäßig genutzter Modus ist, um einen Gefrierprozess bereits bei relativ hohen Frosttemperaturen einzuleiten. Bestimmte gefrierintolerante Arten wiederum schützen sich gegen inokulatives Gefrieren, indem z. B. Seidengespinste (RICKARDS et al. 1987) oder Kokons (MORRILL et al. 1993) angefertigt, oder möglicherweise auch, indem Gefrierschutzproteine produziert werden (GEHRKEN 1992).

Bislang erwiesen sich alle untersuchten Zeckenarten als hochgradig empfänglich gegenüber inokulativem Gefrieren. BURKS et al. (1994) fanden, dass Nymphen der nordamerikanischen *Amblyomma americanum* und *Dermacentor variabilis* bei Kontakt mit Eis bereits bei -4 °C bis -6 °C innerhalb weniger Stunden durch inokulatives Gefrieren abgetötet werden. Gesogene Larven und ungesogene Nymphen von *Ixodes ricinus* sowie ungesogene Nymphen 1 von *Argas reflexus* gefroren bei Kontakteis bereits bei -6 °C innerhalb von 24 Std. und auch die Larven von *A. reflexus* erlitten Mortalität durch inokulatives Gefrieren (DAUTEL & KNÜLLE 1997b). Damit erwiesen sich bereits Vertreter aller drei großen Verwandtschaftsgruppen der Zecken, nämlich der Argasidae (Lederzecken), der Prostriata (Gattung *Ixodes*) und der Metastriata (alle Schildzeckengattungen außer *Ixodes*) als sehr empfänglich gegenüber inokulativem Gefrieren. Das legt die Vermutung nahe, dass diese Eigenschaft bei Zecken möglicherweise viel weiter verbreitet ist.

Was die ökologische Relevanz inokulativen Gefrierens betrifft, so dürfte dies zumindest für *A. reflexus* kaum eine Rolle spielen, da jene Art bevorzugt in trockenen Habitaten vorkommt. Bei *Ixodes ricinus* hingegen ist es schwer vorstellbar, wie die Zecke bei strengem Frost den Kontakt mit Eis vermeiden kann, denn *I. ricinus* kommt vorwiegend in feuchten Habitaten vor. Dem inokulativen Gefrieren könnte somit eine hohe Bedeutung für den Überwinterungserfolg heimischer Schildzecken zukommen. Dieses Phänomen verdient daher unbedingt nähere Untersuchung.

4.2.4 Frostschutzmittel

Klassische Frostschutzmittel wie Glyzerin oder Zuckeralkohole wurden in Zecken bislang kaum untersucht. LEE & BAUST (1987) fanden in *I. uriae* nur geringe Mengen Glyzerin (bis 3,5 µg/mg). In winterakklimatisierten *Argas reflexus* konnten mittels Dünnschichtchromatographie ebenfalls nur geringe Spuren von Glyzerin nachgewiesen werden (DAUTEL 1995). Auch bewegte sich die Osmolarität der Hämolymphe bei zehn untersuchten *A. reflexus* Adulti zwischen ca. 240 und 320 mosmol, was auf keinerlei erhöhte Konzentration

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

niedermolekularer Frostschutzmittel schließen lässt. Ähnlich niedrige Werte um 300 bis 320 mosmol fanden sich bei sechs Adulti von *Dermacentor marginatus* (DAUTEL 1995). HWANG (2006) fand bei *D. variabilis* nach zweistündiger Kälteexposition bei -5 bis -10 °C eine Erhöhung der Hämolymphosmolarität von ca. 400 auf 600 mosmol, verursacht durch einen Anstieg von Glyzerin und zu einem geringeren Teil von Sorbitol. Ein derartiger Konzentrationsanstieg an Frostschutzmittel senkt den Gefrierpunkt der Hämolymphe jedoch nur um 0,4 °C und dürfte das Gefrieren z. B. bei Kontakteis nur unwesentlich beeinflussen. Nach ersten eigenen Untersuchungen könnten ähnlich geringe Mengen niedermolekularer Frostschutzmittel auch bei *Ixodes ricinus* vorkommen. All diese Ergebnisse sprechen jedoch dafür, dass kolligativ wirkende niedermolekulare Frostschutzmittel bei der Überwinterung von Zecken möglicherweise nur eine geringe Rolle spielen.

Das Auftreten von Gefrierschutzproteinen wurde bislang erst an drei Arten untersucht (DAUTEL & KNÜLLE 1996). Bei winterakklimatisierten adulten *Argas reflexus* konnten keinerlei derartige Substanzen detektiert werden. Eine erste Untersuchung an adulten *Ixodes ricinus* blieb ebenfalls negativ, sollte aber experimentell überprüft werden. Dagegen konnte an Hämolymphproben von adulten *Dermacentor marginatus* eine geringe Aktivität solcher Proteine detektiert werden. Hier wären eingehendere Untersuchungen vor allem unter Einbeziehung weiterer Zeckenarten von großem Interesse.

Insgesamt können zur Rolle von Frostschutzmitteln bei Zecken derzeitig kaum Aussagen gemacht werden. Lediglich bei der Taubenzecke *Argas reflexus* belegen die winterlich niedrige Hämolymphosmolarität, gepaart mit dem ganzjährig konstanten UKP und den Ergebnissen der Dünnschichtchromatographie, dass keine nennenswerten Mengen niedermolekularer Frostschutzmittel vorhanden sind. Da auch keine Gefrierschutzproteine nachgewiesen wurden, dürfte der niedrige UKP der Spezies allein auf das Fehlen potenter Kristallisationskeime in den Körperflüssigkeiten zurückzuführen sein. Erstaunlicherweise war bei dieser Art neben der hohen Unterkühlungskapazität auch eine verblüffend hohe Kältetoleranz zu beobachten. Da Kälteschäden kumulativ wirken, könnte hier die außerordentlich geringe metabolische Rate der Zecke vorteilhaft sein (DAUTEL 1999), eine Eigenschaft, die Taubenzecken wahrscheinlich mit anderen *Argas*-Arten gemein haben, die in ariden Lebensräumen vorkommen (HOOGSTRAAL 1983). So weist die afrikanische *A. walkerae* ebenfalls einen hohen Grad an Kältetoleranz auf und schließlich entstammt auch diejenige Zeckenart, welche weltweit in den höchsten Höhenlagen vorkommt, der Gattung *Argas*, nämlich *A. himalayensis* (HOOGSTRAAL & KAISER 1973).

5. Hitze

Mit stetig steigenden Temperaturen erhöht sich die metabolische Rate von Arthropoden (s. Kap. 4) bis ein artspezifisches Maximum erreicht ist. Bei weiter steigender Temperatur sinkt die metabolische Aktivität wieder, bis kurz darauf die obere Letaltemperatur erreicht ist. Bei dieser erlöschen die motorischen Funktionen, was sich äußerlich mit dem Eintreten des Hitzekomas manifestiert (KLOK et al. 2004). Das Überleben nahe der oberen Letaltemperatur wird in hohem Maße durch die Fähigkeit bestimmt, den nativen Zustand vitaler Proteine zu erhalten, d.h. deren Denaturierung zu verhindern. Hier bestehen offensichtlich für Eukaryonten relativ enge Grenzen, denn viele terrestrische Arthropoden haben ihre obere Letaltemperatur in einem Bereich zwischen ca. 45 °C und 55 °C, ohne dass physiologische Anpassungen eine derart deutliche Verschiebung der letalen Temperaturgrenzen erlauben wie im unteren Temperaturbereich. Seit einigen Jahrzehnten ist jedoch bekannt, dass viele Lebewesen bei Wärmeexposition sogenannte Hitzeschock- oder Stressproteine produzieren (FEDERER & HOFFMANN 1999), welche andere Proteine schützen und bei deren Faltung und Transport helfen.

Unter den Arthropoden weisen Schildzecken insofern einen besonderen Lebensstil auf, als sie nicht nur den Umgebungstemperaturen ihres Habitats ausgesetzt sind, sondern während ihres mehrtägigen Saugaktes die unmittelbare Körpertemperatur des Wirtes erfahren. Diese kann im Falle von Vögeln bei über 40 °C liegen. Es ist also zu erwarten, dass Zecken physiologische Mechanismen besitzen, um mit derart unterschiedlichen Temperaturen zurechtzukommen. Des Weiteren gibt es Zeckenarten, die an Standorten mit extremen Temperaturschwankungen leben. Dazu gehören bestimmte Lederzecken, die z. B. an sonnenexponierten Felshängen vorkommen, wo sie die dort brütenden Vogelwirte parasitieren (HOOGSTRAAL 1983) oder wüstenbewohnende Zeckenarten (DOUBE 1975; CHILTON & BULL 1994). Die in Wüsten vorkommende *Hyalomma asiaticum* z. B. ist bei Oberflächentemperaturen von 35-40 °C aktiv (BALASHOV 1968).

Umso erstaunlicher ist es, dass erst bei einer einzigen Zeckenart molekularbiologische Untersuchungen zu deren Physiologie bei Hitze durchgeführt wurden. Bei der nordamerikanischen *Dermacentor variabilis* liegt die obere Letaltemperatur bei 24stündiger Exposition bei 45 °C und bei 90minütiger Exposition bei 47 °C. Bei dieser Art konnte HWANG (2006) zwei Klone des Hsp70 (Hitzeschockprotein aus der 70 Kilodalton Familie) identifizieren. Zudem stellte er fest, dass Hsp70 die Überlebensrate von *D. variabilis* bei einer Temperatur von 45 °C deutlich erhöht.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Einige Zeckenarten treten bei hohen Temperaturen in eine Quieszenz (s. Kapitel 3) ein. Gesogene Nymphen 1 von *Argas reflexus* häuten sich bei 25 °C innerhalb von 45-50 Tagen zur Nymphe 2. Gesogene Nymphen 1 jedoch, die bei 37,5 °C gehalten werden stellen ihre Entwicklung ein und häuten sich nicht, bis nach ca. 27 Monaten eine hohe Mortalität erreicht wird. Werden sie jedoch nach etwas mehr als 13 Monaten der hohen Temperatur entnommen und nach 25 °C verbracht, häuten sie sich ab diesem Zeitpunkt innerhalb von 47 Tagen, ohne dass eine nennenswerte Verzögerung der Entwicklung gegenüber derjenigen bei konstant 25 °C eintritt (DAUTEL 1995). Ähnliches wurde auch bei gesogenen Nymphen 2 beobachtet. Eine bei hohen Temperaturen auftretende Quieszenz bei Nymphen wurde ebenfalls bei der Kängurus parasitierenden *Ornithodoros guerneyi* beobachtet (DOUBE 1975) und könnte nach den Ergebnissen von DUSBABEK & ROSICKY (1976) auch bei *Argas polonicus* auftreten. Eine Quieszenz bei gesogenen Zeckenweibchen, die sich in einer Unterdrückung der Eiablage äußert, wurde bei *A. arboreus* beobachtet (HAFEZ et al. 1972) und dürfte nach den Ergebnissen von DOUBE (1975) und PFEIFFER (1990) auch bei *Ornithodoros guerneyi* und *Argas walkerae* auftreten. Möglicherweise ist dieses Phänomen insbesondere bei Lederzecken weiter verbreitet.

Wie schon bei tiefen Temperaturen, ist auch bei hohen Temperaturen das Ei das empfindlichste Entwicklungsstadium bei Zecken. Bei einstündiger Expositionszeit liegt die obere Letaltemperatur bei *A. reflexus* Eiern bei 44,1 °C (DAUTEL 1995). Eine Entwicklung ist jedoch nur bei einer Temperatur unter 38 °C möglich (BUCZEK 1988). Dies liegt in einem Bereich von etwa 35 bis 40 °C, der für die Eier vieler Zeckenarten die Obergrenze für eine Entwicklung darstellt: Zecken der Gattungen *Argas* (HAFEZ et al. 1971; DUSBABEK & ROSICKY 1976; PFEIFFER 1990), *Amblyomma* und *Bothriocroton* (NORVAL 1977; KOCH & DUNN 1980; DIPEOLU 1982; GUGLIELMONE 1992; CHILTON et al. 1993), *Haemaphysalis* (DIPEOLU 1982; PUNYUA 1992), *Hyalomma* (BALASHOV 1989), *Rhipicephalus* sowie die australische *Ixodes*-Art *I. holocyclus* (LONDT 1977; HEATH 1979; DIPEOLU 1982; STREY et al. 1991). Dagegen liegt die Obergrenze bei den meisten untersuchten Arten der Gattung *Ixodes* und *Haemaphysalis* bereits in einem vergleichsweise niedrigen Bereich zwischen ca. 30 und 33 °C (ARTHUR 1951; CZAPSKA 1967; FUJIMOTO 1989; KAKUDA 1990; FARKAS & SURGEONER 1991; SUTHERST & BOURNE 1991; FUJIMOTO 1992; OGDEN et al. 2004).

6. Aktivität bei tiefen Temperaturen

Die Kältestarre tritt bei Arthropoden artspezifisch meist bei einer bestimmten Temperatur zwischen 10 °C und 0 °C ein. Nach neuesten Untersuchungen ist dafür ursächlich eine kältebedingt unzureichende Leistung der Na^+/K^+-ATPase der Nervenzelle verantwortlich. Diese ist bei tiefer Temperatur nicht mehr in der Lage, ein ausreichendes Membranpotential für die Generierung von Aktionspotentialen aufzubauen (HOSLER et al. 2000). Nach CLARK (1995) tritt die Kältestarre bei adulten *Dermacentor variabilis* Zecken zwischen 4 und 4,5 °C und bei *Amblyomma americanum* und *Ixodes scapularis* je nach Stadium (Nymphe, Adultus) zwischen 6 und 10 °C auf. Dabei treten größere Zecken erst bei tieferen Temperaturen in eine Kältestarre ein als kleinere Individuen, unabhängig vom Entwicklungsstadium. Im Freiland könnten diese Temperaturen zumindest für *I. scapularis* noch etwas tiefer liegen, denn DUFFY & CAMPBELL (1994) konnten diese Spezies bereits bei Temperaturen von +4 °C und darüber fangen. Auch die nahe verwandte *I. ricinus* konnte von ZAKOVSKA & NETUŠIL (2007) und KIEWRA & SOBCZYSKI (2006) bei Temperaturen von 0 bis 4 °C bzw. bei 4,4 °C gefangen werden. Da die gemessenen Lufttemperaturen nicht unbedingt die Temperatur der Zecke wiederspiegeln, die v.a. bei Sonneneinstrahlung höher liegen kann, bergen derartige indirekte Hinweise eine gewisse Unsicherheit. Der Autor selbst konnte jedoch bei einem herbstlichen Zeckenfang im Berliner Raum bei vollständig bedecktem Himmel und leichtem Schneefall bei 3 bis 4 °C Nymphen und Adulti von *I. ricinus* fangen. Das spricht dafür, dass sich die Zecken bei dieser Temperatur noch nicht in der Kältestarre befanden. Auch unsere Beobachtungen zur winterlichen Aktivität von *I. ricinus* in Berlin unterstützen diese Schlussfolgerung (DAUTEL et al. 2008). Lokomotorische Aktivität wurde des Weiteren bei adulten *I. persulcatus*, *Dermacentor marginatus* und *Haemaphysalis inermis* ebenfalls im Temperaturbereich zwischen 1 und 5 °C (zitiert in BALASHOV 1989) sowie bei *Dermacentor andersoni* ab 5 °C (EISEN 2007) beobachtet. Ein ähnlicher Grenzbereich dürfte auch für die Aktivität der heimischen Auwaldzecke *D. reticulatus* gelten, denn sie konnte vom Autor im Frühjahr ebenfalls nach leichtem morgendlichen Schneefall mit der Fahne gefangen werden. Damit zeigen zumindest einige Zeckenarten der gemäßigten Zonen bei erstaunlich tiefen Temperaturen (1 bis 5 °C) zumindest noch die Fähigkeit, sich am Wirt festzuhalten. Ob dies immer auch eine koordinierte Lokomotion einschließt ist derzeit unklar. Von der an Seevögeln nahe der Arktis und Antarktis parasitierenden Zecke *Ixodes uriae* ist allerdings bekannt, dass die Kältestarre erst bei Temperaturen zwischen -1,5 und -5,5 °C eintritt, ein ungewöhnlich niedriger Wert auch im Vergleich zu anderen Arthropoden, der es der Zecke ermöglicht, auch bei leichten Frosttemperaturen mobil zu sein. Diesbezügliche Daten zu tropischen und subtropischen Zeckenarten existieren leider nicht.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

7. Temperatur und geographische Verbreitung

Die geographische Verbreitung von Zecken ist von biotischen wie auch von abiotischen Faktoren abhängig. Unter den biotischen Faktoren ist insbesondere das Vorkommen geeigneter Wirte zu nennen, während unter den abiotischen Faktoren Temperatur und Feuchtigkeit von herausragender Bedeutung sind. Obwohl die Feuchtigkeit für Vorkommen und Habitatbindung vieler Zeckenarten von hoher Bedeutung ist (KNÜLLE & RUDOLPH 1982) – so kann sich z. B. *I. ricinus* nur in solchen Habitaten halten, in denen die relative Luftfeuchte nicht für längere Zeit unter 80 % fällt (KAHL 1982) – ist sie nicht Thema dieses Kapitels.

Bezüglich ihrer Abhängigkeit von Temperatur und Wirtsvorkommen dürften sich sowohl endophile und exophile Zecken als auch wirtsspezifische Arten und solche mit geringer Wirtsbindung unterscheiden. Endophile Zecken kommen an Schlaf- Sammel- und Nistplätzen ihrer Wirte vor, z. B. in Erdbauten von kleinen und mittelgroßen Säugern, in Baumhöhlen und Nestern von Vögeln oder an Sammel- und Ruheplätzen von Fledermäusen, z. B. Höhlen. Solche Habitate können eine mehr oder weniger starke Schutz- und Pufferwirkung gegenüber Temperaturextremen ausüben. Bei Kälte insbesondere auch dann, wenn ein wärmender Wirt zugegen ist. Je nach Ausprägung der Schutzwirkung erlauben sie das Vorkommen von Zecken in Regionen, in denen diese ansonsten nicht langfristig überleben würden.

Auf der anderen Seite zeigen endophile Zecken häufig eine stark ausgeprägte Wirtsbindung, d.h. sie parasitieren nur eine oder wenige, dasselbe Habitat frequentierende Wirtsart(en). Zecken mit derart enger Wirtsspezifität sind ultimativ an die Verbreitung ihrer Wirtsart(en) gebunden und können nicht in Regionen vorkommen, die zwar klimatisch eine Existenz gewährleisten würden, in denen ihr Wirt aber fehlt. Ein Beispiel dafür ist *I. lividus*, eine Zeckenart, die Uferschwalben (*Riparia riparia*) parasitiert. Ihr Verbreitungsgebiet reicht von Europa über weite Teile Russlands, südlich bis zur Nordgrenze Kasachstans, östlich bis zur Halbinsel Kamtschatka (KOLONIN 1981) und deckt sich weitgehend mit der dortigen geographischen Verbreitung der Uferschwalbe. Die Zecke selbst lebt in den langen Nestgängen, welche die Schwalbe in sandige Steilhänge gräbt. Dieses Habitat dürfte einigen Schutz gegenüber Temperaturextremen bieten, und so gehört *I. lividus* zu den Zeckenarten, die in Europa am weitesten im Norden vorkommen (JAENSON et al. 1994).

Nicht immer jedoch kommt die Zecke im gesamten Verbreitungsgebiet ihres Wirtes vor. Vielmehr kann sie durch Umweltfaktoren weiter in ihrem Areal begrenzt werden. Ein Beispiel dafür ist die endophile Taubenzecke *Argas reflexus*, die nur an Brutplätzen der Felsentaube, *Columba livia,* vorkommt. Die Felsentaube lebt in Südeuropa, in weiten Teilen Afrikas und Asiens und ihre domestizierte Form, die verwilderte Haustaube ist weltweit verbreitet und kommt in Europa bis 70°N vor. Das Vorkommen der Zecke erstreckt sich dagegen nur über den Mittelmeerraum sowie West- und Mitteleuropa bis 55°N (DAUTEL et al. 1991). Im Osten Europas wird *Argas reflexus* durch die nahe verwandten *A. polonicus* und *A. vulgaris* ersetzt, in Nordafrika durch *A. hermanni* (DUSBABEK 1985, HOOGSTRAAL 1983). An diesen Verbreitungsgrenzen könnte also auch Konkurrenz durch andere Zecken eine Rolle spielen. Das Vorkommen der Zecke nach Norden wird dagegen sehr wahrscheinlich durch die den Zeckeneiern während der warmen Jahreszeit zur Verfügung stehende Temperatursumme begrenzt (DAUTEL & KNÜLLE 1998a). Wie bereits erwähnt (Kap 6.2) sind sämtliche postembryonalen Stadien von *A. reflexus* winterhart, allein das Eistadium kann in Mitteleuropa nicht überwintern. Die Larven müssen also bis zum Winter aus den Eiern geschlüpft sein, um zu überleben. Die hierfür notwendige Temperatursumme steht jedoch in einem durchschnittlichen mitteleuropäischen Sommer nicht zur Verfügung und in der Tat findet sich *A. reflexus* in Mitteleuropa nur in oder an wärmebegünstigten Gebäuden, die durch die Sonneneinstrahlung im Vergleich zur Umgebung erhöhte Temperaturen aufweisen.

Eine ähnliche Abhängigkeit der Nordverbreitung von der während des Sommers zur Verfügung stehenden Temperatursumme könnte für die eurasischen *Dermacentor*-Arten (*D. marginatus* und *D. reticulatus*) bestehen (KAHL & DAUTEL 2008). Sowohl Eier als auch Larven und Nymphen beider Arten sind vergleichsweise kälteempfindlich (Tab. 4). Lediglich gesogene Nymphen von *D. reticulatus* tolerieren einige Wochen und Monate bei 5 bis 10 °C und könnten möglicherweise frostfreie Winter überdauern. Durchschnittliche mitteleuropäische Winter dürften dagegen nur adulte Zecken beider Arten (Tab. 4) überleben. Dies gilt umso mehr in stärker von kontinentalem Klima geprägten Regionen. Der gesamte Zyklus von Eiablage über Embryonalentwicklung, Larven- und Nymphenstadium bis zum Schlüpfen der Adulti muss daher zwischen Frühjahr und Herbst eines Jahres abgeschlossen werden. Dabei zeigen sowohl die Eier (Tab. 1) als auch die gesogenen Larven und Nymphen (Tab. 2) außerordentlich kurze Entwicklungszeiten, selbst im Vergleich zu Zeckenarten der gemäßigten Zonen, was auf einen entsprechenden Selektionsdruck hindeutet. Dennoch dürfte die sommerlich zur Verfügung stehende Wärmesumme an der nördlichen Verbreitungsgrenze für die Gesamtentwicklung nicht ausreichen. Dafür spricht, dass *D. reticulatus* in Osteuropa,

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

wo durch das kontinentalere Klima im Sommer höhere Temperaturen herrschen, weiter nördlich vorkommt als in West- oder Mitteleuropa. Dazu passt ebenso, dass die Zeckenart innerhalb der letzten 10-15 Jahre in den sommerlich wärmebegünstigten südwestlichen und nordöstlichen Teilen Deutschlands deutlich zugenommen hat (DAUTEL et al. 2006; GRAY et al. 2009). Die beobachtete Arealerweiterung der Spezies könnte also mit der beginnenden Klimaveränderung zusammenhängen. Allerdings wurde bei der etwas wärmeliebenderen *D. marginatus*, deren nördliche Grenze in Deutschland etwa im Rhein/Main-Gebiet liegt, während desselben Zeitraums keine derartige Zunahme und Verbreitung nach Norden beobachtet. Daher ist es fraglich, ob das gehäufte Auftreten von *D. reticulatus* allein auf Temperatureinflüsse zurückzuführen ist. Vielmehr könnte auch eine Zunahme geeigneter Habitate (z. B. Brachen mit lockerem Baumbestand), gefördert durch Flächenstilllegungsprogramme der EU oder eine Zunahme geeigneter Wirte, insbesondere Rotwild, eine Verbreitung der Spezies begünstigt haben (DAUTEL et al. 2006).

Bei der heimischen *Ixodes ricinus* wurde während der letzten 20 Jahre ebenfalls eine deutliche Arealerweiterung nach Norden (TÄLLEKLINT & JAENSON 1998) beobachtet. Zudem ist ein Vordringen der Art in größere Höhenlagen Mitteleuropas, von 700 m Ende der siebziger Jahre bis auf 1100 m nach der Jahrtausendwende dokumentiert (DANIEL 1993; DANIEL et al. 2003; DANIEL et al. 2004). Hierbei ist nicht ganz klar auszumachen, ob winterliche Temperaturextremata oder begrenzte sommerliche Wärmemengen das weitere Vordringen an den jeweiligen Grenzen limitieren. Wie bereits erwähnt spielen auch die Feuchteverhältnisse im Habitat der Art eine große Rolle, wohingegen das Vorkommen bestimmter Wirtstiere bei dieser wenig wirtsspezifischen Zeckenart von geringerer Bedeutung sein dürfte. Indirekte Hinweise aus Skandinavien legen nahe, dass sich länger anhaltende Frostperioden mit Temperaturen unter -10 °C besonders negativ auf die Abundanz von *I. ricinus* auswirken (LINDGREN et al. 2000). Untersuchungen zur Kältetoleranz einer Berliner Population der Spezies könnten diese Schlussfolgerung stützen, denn eine einmonatige Exposition bei -10 °C geht bereits mit einer 50 %igen Mortalität einher. Allerdings ist unbekannt, ob sich die Kältetoleranz bei verschiedenen Populationen dieser weitverbreiteten Art unterscheidet. Auch weiß man kaum etwas über die tatsächlichen Temperaturen im Überwinterungshabitat, die z. B. bei Vorhandensein einer Schneedecke erheblich von der jeweiligen Lufttemperatur abweichen (BALASHOV 1993). Dagegen deuten die Untersuchungen von MATERNA et al. (2008) darauf hin, dass sich *I. ricinus* in größeren Höhenlagen deshalb nicht halten kann, weil eine unzureichende Temperatursumme im Sommer keine Entwicklung von einem Stadium zum nächsten zulässt.

Was die möglichen Konsequenzen des beginnenden Klimawandels betrifft, so könnten sie sich bei dieser Art in einer Verschiebung der saisonalen Aktivitätszeiten hin zu mehr Herbst- und Winteraktivität äußern (GRAY 2008). Mögliche Arealverschiebungen sind deutlich schwieriger vorauszusagen, vor allem da eine Vielzahl weiterer Faktoren wie Regenmenge, Vegetationsbedeckung, Landnutzung, Wirtsverbreitung usw. das Vorkommen von *I. ricinus* beeinflussen. Es ist auch zu erwarten, dass *I. ricinus* aus manchen Regionen verschwinden wird. In diesem Zusammenhang könnten Untersuchungen der Habitatpräferenz von Zecken mittels Satellitendaten (EISEN et al. 2006; OGDEN et al. 2006; ESTRADA-PEÑA et al. 2006a) sowie das Monitoring von Habitatveränderungen hilfreich sein. So könnten möglicherweise frühzeitig Hinweise auf etwaige Arealverschiebungen gewonnen, oder sogar Prognosen für die Zukunft erstellt werden (ESTRADA-PEÑA 2006b). Um ursächliche Faktoren für die Verbreitung einer Zeckenart zu identifizieren, werden aber weitere ökologische wie auch molekularbiologisch-physiologische Untersuchungen der betreffenden Spezies notwendig sein.

8. Zusammenfassung

Die Temperatur übt einen herausragenden Einfluss auf Entwicklung, Überleben und damit auch die Verbreitung von Zecken aus. Die Entwicklungsgeschwindigkeit von Zecken nimmt mit zunehmender Temperatur in nicht-linearer Weise zu. Dabei brauchen größere Stadien bei gleicher Temperatur i.d.R. länger für ihre Entwicklung als kleinere. Der Entwicklungsnullpunkt liegt je nach Zeckenart und –Stadium meist zwischen 7 und 18 °C und die Kältestarre tritt bei Arten der gemäßigten Breiten oft erst bei 5 °C oder darunter ein. Bei Frosttemperaturen zeigen Zecken eine ausgeprägte Unterkühlungsfähigkeit, typischerweise bis -15 °C und darunter. Es wurden bislang in Zecken jedoch nur geringe Mengen niedermolekularer Frostschutzmittel nachgewiesen. Alle daraufhin untersuchten Arten waren dagegen sehr empfänglich für inokulatives Gefrieren. Ungünstige Temperaturbedingungen wie Hitze oder Kälte können Zecken dabei in einem Zustand der Diapause oder auch der Quieszenz überdauern. Beide Formen der Dormanz dienen nicht selten als Regulationsmechanismus zur saisonalen Anpassung deses Lebenszyklus. Ein niedriger Grundmetabolismus (ohne Dormanz) dürfte ebenfalls vorteilhaft für das Überleben bei tiefen Temperaturen sein. Die geographische Verbreitung von Zecken ist von biotischen Faktoren, z. B. der Verbreitung von Wirten abhängig. Insbesondere an den Arealgrenzen könnten allerdings auch Temperaturextremata oder die während einer Saison zur Verfügung stehende Wärmesumme limitierend wirken.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

9. Literatur

AGUIRRE D.H., VIÑABAL A.E. & A.A. GUGLIELMONE (1999): The life cycle of *Amblyomma neumanni* RIBAGA, 1902 (Acari: Ixodidae) in the laboratory. — Experimental and Applied Acarology **23**: 159-164.

ANGELL C.A. (1982): Supercooled water. — In: FRANKS F. (ed.), Water. A comprehensive treatise. Plenum Press New York: 1-81.

ARTHUR D.R. (1951): The bionomics of *Ixodes hexagonus* LEACH in Britain. — Journal of Parasitology **41**: 82-90.

AUBERT M.F.A. (1981): Breeding of the tick *Ixodes* (*Pholeoixodes*) *rugicollis* (Acari: Ixodidae) under laboratory conditions. — Journal of Medical Entomology **18**: 324-327.

BALASHOV Y.S. (1968): Bloodsucking ticks (Ixodoidea) – vectors of diseases of man and animals. — Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America **8**: 161-376 (1972, engl. Übers.).

BALASHOV Y.S. (1989): Ecology of ticks (auf Russisch). — Parazitologicheskii Sbornik **36**: 56-82.

BANKS C.W., OLIVER J.H., HOPLA C.E. & E.M. DOTSON (1998): Laboratory life cycle of *Ixodes woodi* (Acari: Ixodidae). — Journal of Medical Entomology **35**: 177-179.

BARKER S.C.& A. MURRELL (2008): Systematics and evolution of ticks with a list of valid genus and species names. — In: BOWMAN A.S. & P.A. NUTTALL (eds), Ticks. Biology, Disease and Control. Cambridge University Press, Cambridge, UK: 1-39.

BEGON M., HARPER J.L. & C.R. TOWNSHEND (1991): Ökologie: Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. — Birkhäuser Verlag, Basel: 55-57.

BELOZEROV V.N. (1982): Diapause and biological rhythms in ticks. — In: OBENCHAIN F.D. & F. GALUN (eds), Physiology of Ticks. Pergamon Press, Oxford: 469-500.

BELOZEROV V.N., FOURIE L.J. & D.J. KOK (2002): Photoperiodic control of developmental diapause in nymphs of prostriate ixodid ticks (Acari: Ixodidae). — Experimental and Applied Acarology **28**: 163-168.

BUCZEK A. (1988): Studies on the biology of *Argas* (*A.*) *reflexus* FABRICIUS, 1794 (Acari: Ixodida: Argasidae) 1. Effect of temperature and relative humidity on embryonic development. — Folia Biologica (Krakow) **36**: 239-264.

BURKS C.S., STEWART R.L., NEEDHAM G.R. & R.E. Jr LEE (1996): The role of direct chilling injury and inoculative freezing in cold tolerance of *Amblyomma americanum*, *Dermacentor variabilis* and *Ixodes scapularis*. — Physiological Entomology **21**: 44-50.

CENTURIER C. & R. KLIMA (1979): Ein Beitrag zur Kenntnis der Biologie von *Amblyomma variegatum* (FABRICIUS, 1794). — Zeitschrift für Angewandte Entomologie **87**: 131-142.

CHALMERS B. (1959): How water freezes. — Scientific American **200**: 114-122.

CHILTON N.B. & C.M. BULL (1994): Influence of environmental factors on oviposition and egg development in *Amblyomma limbatum* and *Aponomma hydrosauri* (Acari, Ixodidae). — International Journal of Parasitology **24**: 83-90.

CHILTON N.B., ANDREWS R.H. & C.M. BULL (1993): Effect of delayed mating and prolonged engorgement on the reproductive fitness of female *Amblyomma limbatum* (Acari, Ixodidae) in marginal population areas. — Oecologia **94**: 67-71.

CHILTON N.B., ANDREWS R.H. & M.C. BULL (2000): Influence of temperature and relative humidity on the moulting success of *Amblyomma limbatum* and *Aponomma hydrosauri* (Acari: Ixodidae) larvae and nymphs. — International Journal of Parasitology **30**: 973-979.

CLARK D.D. (1995): Lower temperature limits for activity of several ixodid ticks (Acari: Ixodidae): Effect of body size and rate of temperature change. — Journal of Medical Entomology **32**: 449-452.

CZAPSKA M. (1967): Development of eggs of the tick, *Ixodes ricinus* L., depending on temperature and humidity and the thermopreferendum and daily activity of its larvae. — Ekologia Polska **15**: 577-606.

DANIEL M. (1993): Influence of the microclimate on the vertical distribution of the tick *Ixodes ricinus* (L.) in Central Europe. — Acarologia **34**: 105-113.

DANIEL M., DANIELOVA V., KRIZ B., JIRSA A. & J. NOZICKA (2003): Shift of the tick *Ixodes ricinus* and tick-borne encephalitis to higher altitudes in central Europe. — European Journal of Clinical Microbiology and Infectious Diseases **22**: 327-328.

DANIEL M., DANIELOVA V., KRIZ B. & I. KOTT (2004): An attempt to elucidate the increased incidence of tick-borne encephalitis and its spread to higher altitudes in the Czech Republic. — International Journal of Medical Microbiology **293** Suppl. 37: 55-62.

DANKS H.V. (1987): Insect dormancy: an ecological perspective. — Biological Survey of Canada, Ottawa: 1-439.

DAUTEL H. (1995): Untersuchungen zum Lebenszyklus und zur Kältebiologie von Zecken (Acari: Ixodoidea) unter besonderer Berücksichtigung der Taubenzecke, *Argas reflexus* und des Gemeinen Holzbocks, *Ixodes ricinus*. — Dissertation Freie Universität Berlin: 1-219.

DAUTEL H. (1999): Water loss and metabolic water in starving *Argas reflexus* (Acari: Argasidae) nymphs. — Journal of Insect Physiology **45**: 55-63.

DAUTEL H. & W. KNÜLLE (1996): The supercooling ability of ticks (Acari, Ixodoidea). — Journal of Comparative Physiology B **166**: 517-524.

DAUTEL H. & W. KNÜLLE (1997a): Life cycle and seasonal development of postembryonic *Argas reflexus* (Acari, Argasidae) at two thermally different sites in Central Europe. — Experimental and Applied Acarology **21**: 697-712.

DAUTEL H. & W. KNÜLLE (1997b): Cold hardiness, supercooling ability and causes of low-temperature mortality in *Argas reflexus* and *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodoidea) from Europe. — Journal of Insect Physiology **43**: 843-854.

DAUTEL H. & W. KNÜLLE (1998a): Seasonal oviposition and thermal requirements of the eggs might limit the northern distribution of the pigeon tick, *Argas reflexus* (Acari: Argasidae). — Journal of Medical Entomology **35**: 26-37.

DAUTEL H. & W. KNÜLLE (1998b): The influence of physiological age of *Argas reflexus* larvae (Acari: Argasidae) and of temperature and photoperiod on induction and duration of diapause. — Oecologia **113**: 46-52.

DAUTEL H., KAHL O. & W. KNÜLLE (1991): The soft tick, *Argas reflexus* (F.) (Acari, Argasidae) in urban environments and its medical significance in Berlin (West). — Journal of Applied Entomology **111**: 380-390.

DAUTEL H., DIPPEL C., OEHME R., HARTELT K. & E. SCHETTLER (2006): Evidence for an increased geographical distribution of *Dermacentor reticulatus* in Germany and detection of Rickettsia sp. RpA4. — International Journal of Medical Microbiology **296** S1: 149-156.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

DAUTEL H., DIPPEL C., KÄMMER D., WERKHAUSEN A. & O. KAHL (2008): Winter activity of *Ixodes ricinus* in a Berlin forest. — International Journal of Medical Microbiology **298** S1: 50-54.

DENLINGER D.L. (2002): Regulation of diapause. — Annual Review of Entomology **47**: 93-122.

DIPEOLU O.O. (1982): Studies on ticks of veterinary importance in Nigeria IV. Microscopic observations on embryonic development of eggs of some ticks. — Insect Science and its Application **3**: 219-226.

DOUBE B.M. (1975): The biology of the Kangaroo tick, *Ornithodoros* (*Pavlovskyella*) *gurneyi* WARBURTON (Acarina: Argasidae) in the laboratory. — Journal of Medical Entomology **12**: 240-243.

DÖRR B. & R. GOTHE (2001): Cold-hardiness of *Dermacentor marginatus* (Acari: Ixodidae). — Experimental and Applied Acarology **25**: 151-169.

DUFFY D.C. & S.R. CAMPBELL (1994): Ambient air temperature as a predictor of activity of adult *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae). — Journal of Medical Entomology **31**: 178-180.

DUMAN J.G., BENNETT V., SFORMO T., HOCHSTRASSER R. & B.M. BARNES (2004): Antifreeze proteins in Alaskan insects and spiders. — Journal of Insect Physiology **50**: 259-266.

DUSBÁBEK F. (1985): Identity of *Argas polonicus* populations in Czechoslovakia and Poland. — Folia Parasitologica (Praha) **32**: 163-171.

DUSBÁBEK F. & B. ROSICKÝ (1976): Argasid ticks of Czechoslovakia. — Acta Scientia Naturales Brno **10**: 1-43.

DUSBÁBEK F., DANIEL M. & V. CERNÝ (1971): Stratification of engorged *Ixodes ricinus* larvae overwintering in soil. — Folia Parasitologica (Praha) **18**: 261-266.

EISEN L. (2007): Seasonal pattern of host-seeking activity by the human-biting adult life stage of *Dermacentor andersoni* (Acari: Ixodidae). — Journal of Medical Entomology **44**: 359-366.

EISEN L., EISEN R.J. & R.S. LANE (2006): Geographical distribution patterns and habitat suitability models for presence of host-seeking ixodid ticks in dense woodlands of Mendocino County, California. — Journal of Medical Entomology **43**: 415-427.

ELSHOURA S.M. (1987): Effect of temperature and relative humidity on the life cycle of *Ornithodoros* (*Pavlovskyella*) *erraticus* (Ixodoidea: Argasidae). — Journal of Parasitology **73**: 1102-1108.

ESTRADA-PEÑA A., MARTINEZ J.M., ACEDO C.S., QUILEZ J. & E. CACHO DEL (2004): Phenology of the tick, *Ixodes ricinus*, in its southern distribution range (central Spain). — Medical and Veterinary Entomology **18**: 387-397.

ESTRADA-PEÑA A.,VENZAL J.M. & S. ACEDO (2006a): The tick *Ixodes ricinus*: distribution and climate preferences in the western Palaearctic. — Medical and Veterinary Entomology **20**: 189-197.

ESTRADA-PEÑA A. & J.M. VENZAL (2006b): Changes in habitat suitability for the tick *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in Europe (1900-1999). — Ecohealth **3**: 154-162.

FARKAS M.J. & G.A. SURGEONER (1991): Developmental times and fecundity of *Ixodes cookei* PACKARD (Acari: Ixodidae) under laboratory conditions. — Canadian Entomologist **123**: 1-12.

FEDERER M.E. & M.E. HOFFMANN (1999): Heat shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: evolutionary and ecological physiology. — Annual Review of Physiology **61**: 243-282.

FOURIE L.J., BELOZEROV V.N. & G.R. NEEDHAM (2001): *Ixodes rubicundus* nymphs are short-day diapause-induced ticks with thermolabile sensitivity and desiccation resistance. — Medical and Veterinary Entomology **15**: 335-341.

FUJIMOTO K. (1989): Ecological studies on ixodid ticks. 6. The effects of temperature on the oviposition, development and survival of *Ixodes ovatus* NEUMANN (Acarina: Ixodidae). — Japanese Journal of Sanitary Zoology **40**: 187-193.

FUJIMOTO K. (1992): Comparative observations on oviposition and development of two ixodid ticks, *Ixodes persulcatus* SCHULZE and *I. nipponensis* KITAOKA and SAITO, under different temperatures. — Japanese Journal of Sanitary Zoology **43**: 105-112.

FUJIMOTO K. (1994a): Comparison of the cold hardiness of *Ixodes nipponensis* and *I. persulcatus* (Acari: Ixodidae) in relation to the distribution patterns of both species in the Chichibu mountains. — Japanese Journal of Sanitary Zoology **45**: 333-339.

FUJIMOTO K. (1994b): Effect of photoperiod and host attachment and development of immature *Ixodes ovatus* NEUMANN (Acari: Ixodidae). — Journal of the Acarological Society of Japan **3**: 7-12.

GEHRKEN U. & T.E. SOUTHON (1992): Supercooling in a freeze-tolerant cranefly larva, *Tipula* sp. — Journal of Insect Physiology **38**: 131-137.

GEHRKEN U. (1992): Inoculative freezing and thermal hysteresis in the adult beetles *Ips acuminatus* and *Rhagium inquisitor*. — Journal of Insect Physiology **38**: 519-524.

GIGON F. (1985) : Biologie D'*Ixodes ricinus* sur le plateau Suisse – Une contribution à l'écologie de ce vecteur. — Thèse, Universitè de Neuchâtel: 1-239.

GOTHE R. (1967): Investigations into the cold resistance of the eggs and larvae of *Boophilus decoloratus* (KOCH, 1844), *Boophilus microplus* (CANESTRINI, 1888) and *Margaropus winthemi* KARSCH 1879. — Onderstepoort Journal of Veterinary Research **34**: 109-128.

GRAY J.S. (2008): Minireview – *Ixodes ricinus* seasonal activity: Implications of global warming indicated by revisiting tick and weather data. — International Journal of Medical Microbiology **298** S1: 19-24.

GRAY J.S., DAUTEL H., ESTRADA-PEÑA A., KAHL O. & E. LINDGREN (2009): Effects of climate change on ticks and tick-borne diseases in Europe. — Interdisciplinary Perspectives of Infectious Diseases. doi: 10.1155/2009/543232 (Epub, 12 pages).

GUGLIELMONE A.A. (1992): The effect of temperature and humidity on development and longevity of *Amblyomma triguttatum triguttatum* (Acarina: Ixodidae). — Bulletin of Entomological Research **82**: 203-208.

HAFEZ M., ABDEL-MALEK A.A. & S.S. GUIRGIS (1971): The subgenus *Persicargas* (Ixodoidea, Argasidae, *Argas*). 12. Biological studies on the immature stages of *A.* (*P.*) *arboreus* KAISER, HOOGSTRAAL & KOHLS in Egypt. — Journal of Medical Entomology **8**: 421-429.

HAFEZ M., ABDEL-MALEK A.A. & S.S. GUIRGIS (1972): The subgenus *Persicargas* (Ixodoidea, Argasidae, *Argas*). 14. Biological studies on the adult stage of *A.* (*P.*) *arboreus* KAISER, HOOGSTRAAL & KOHLS in Egypt. — Journal of Medical Entomology **9**: 19-29.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

HAWES T.C., BALE J.S., WORLAND M.R. P. & CONVEY (2007): Moulting reduces freeze susceptibility in the Antarctic mite *Alaskozetes antarcticus* (MICHAEL). — Physiological Entomology **32**: 301-304.

HAYWARD S.A.L., PAVLIDES S.C., TAMMARIELLO S.P., RINEHART J.P. & D.L. DENLINGER (2005): Temporal expression patterns of diapause-associated genes in flesh fly pupae from the onset of diapause through post-diapause quiescence. — Journal of Insect Physiology **51**: 631-640.

HEATH A.C.G. (1979): The temperature and humidity preferences of *Haemaphysalis longicornis*, *Ixodes holocyclus* and *Rhipicephalus sanguineus* (Ixodidae): Studies on eggs. — International Journal of Parasitology **9**: 33-39.

HELDMAIER G. & G. NEUWEILER (2003): Vergleichende Tierphysiologie. Band 2. Vegetative Physiologie. — Springer Verlag, Berlin: 1-506.

HORAK I.G., CAMICAS J-L. & J.E. KEIRANS (2002): The Argasidae, Ixodidae and Nuttalliellidae (Acari: Ixodida): a world list of valid tick names. — Experimental and Applied Acarology **28**: 27-54.

HOSLER J.S., BURNS J.E. & P.L. ESCH (2000): Flight muscle resting potential and species-specific differences in chill-coma. — Journal of Insect Physiology **46**: 621-627.

HITCHCOCK, L.F. (1955): Studies on the non-parasitic stages of the cattle tick, *Boophilus microplus* (CANESTRINI) (Acarina: Ixodidae). — Australian Journal of Zoology **3**: 295-311.

HOOGSTRAAL H. (1983): Argasid and Nuttalliellid ticks as parasites and vectors. — Advances in Parasitology **26**: 135-238.

HOOGSTRAAL H. & M.N. KAISER (1973): Observations on the subgenus *Argas* (Ixodoidea: Argasidae, *Argas*). 7. *A*. (*A*.) *himalayensis*, new species, parasitizing the snow partridge, *Lerwa lerwa*, in Nepal. — Annals of the Entomological Society of America **66**: 1-3.

HUSSEIN H.S. & B.E. MUSTAFA (1987): Temperature and humidity effects on the life cycle of *Haemaphysalis spinulosa* and *Rhipicephalus simus* (Acari: Ixodidae). — Journal of Medical Entomology **24**: 77-81.

HWANG K-L.H. (2006): Physiological diversity and temperature hardening in adult tick *Dermacentor variabilis* (Acari: Ixodidae). — Dissertation, Ohio State University: 1-222.

IKEMOTO T (2003): Possible existence of a common temperature and a common duration of development among members of a taxonomic group of arthropods that underwent speciational adaptation to temperature. — Applied Entomology and Zoology **38**: 487-492.

IKEMOTO T. & K. TAKAI (2000): A new linearized formula for the law of total effective temperature and the evaluation of line-fitting methods with both variables subject to error. — Environmental Entomology **29**: 671-682.

JAENSON T.G.T., TÄLLEKLINT L., LUNDQVIST L., OLSEN B., CHIRICO J. & H. MEJLON (1994): Geographical distribution, host associations, and vector roles of ticks (Acari: Ixodidae, Argasidae) in Sweden. — Journal of Medical Entomology **31**: 240-256.

KAHL O. (1982): Untersuchungen zur saisonalen und diurnalen Aktivität von *Ixodes ricinus* L. (Ixodoidea: Ixodidae) in Berlin (West) unter dem besonderen Aspekt ihrer Beeinflussung durch mikro- und makroklimatische Faktoren. — Unveröffentlichte Diplomarbeit, Institut für Angewandte Zoologie, Freie Universität Berlin: 1-134.

KAHL O. (1989): Untersuchungen zum Wasserhaushalt von Zecken (Acari: Ixodoidea) im Laufe ihrer postembryonalen Entwicklung unter besonderer Berücksichtigung der aktiven Wasserdampfsorption bei gesogenen Stadien. — Inaugural-Dissertation, Fachbereich Biologie, Freie Universität Berlin: 1-356.

KAHL O. & H. DAUTEL (2008): Zur Biologie und Ökologie von Zecken und ihrer Ausbreitung nach Norden. — In: LOZÁN J.L., GROß H., JUDRITZKY G., KARBE L. & K. REISE (eds.), Warnsignal Klima: Gesundheitsrisiken – Gefahren für Pflanzen, Tiere & Menschen. Wissenschaftliche Auswertung, Hamburg: 215-218.

KAKUDA H., SHIRAISHI S. & T.A. UCHIDA (1990): Seasonal fluctuations of populations and effects of temperatures on development and growth in the tick, *Haemaphysalis flava*. — Journal of the Faculty of Agriculture of the Kyushu University **35**: 17-26.

KALVELAGE H., KRAISS-GOTHE A. & R. GOTHE (1987): Wechselwirkungen von Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit auf wirtsungebundene präimaginale Stadien von *Rhipicephalus evertsi mimeticus*. — Journal of Veterinary Medicine **34**: 432-440.

KIEWRA D. & M. SOBCZY SKI (2006): Biometrical analysis of the common tick, *Ixodes ricinus*, in the l a Massif (Lower Silesia, Poland). — Journal of Vector Ecology **31**: 239-244.

KLOK C.J., SINCLAIR B.J. & S.L. CHOWN (2004): Upper thermal tolerance and oxygen limitation in terrestrial arthropods. — Journal of Experimental Biology **207**: 2361-2370.

KLOMPEN H., DOBSON S.J. & S.C. BAKER (2002): A new subfamily, Bothriocrotoninae n. subfam., for the genus *Bothriocroton* KEIRANS, KING & SHARRAD, 1994 status amend. (Ixodida: Ixodidae), and the synonymy of *Aponomma* NEUMANN, 1899 with *Amblyomma* KOCH, 1844. — Systematic Parasitology **53**: 101-107.

KNÜLLE W. & D. RUDOLPH (1982): Humidity relationship and water balance of ticks. — In: OBENCHAIN F.D. & R. GALUN (eds), Physiology of ticks. Pergamon Press, Oxford: 43-70.

KOCH H.G. & E. DUNN (1980): Oviposition, egg hatch, and larval survival of Lone Star Ticks held at different temperatures and humidities. — Southwestern Entomologist **5**: 169-174.

KOLONIN G.V. (1981): World distribution of ixodid ticks (genus *Ixodes*). — Nauka, Moskwa: 1-114.

KOŠTÁL V. (2006): Eco-physiological phases of insect diapause. — Journal of Insect Physiology **52**: 113-127.

LABRUNA M.B., LEITE R.C., FACCINI J.H. & F. FERREIRA (2000): Life cycle of the tick *Haemaphysalis leporis-palustris* (Acari: Ixodidae) under laboratory conditions. — Experimental and Applied Acarology **24**: 683-694.

LABRUNA M.B., AMAKU M., METZNER J., PINTER A. & F. FERREIRA (2003a): Larval behavioural diapause regulates life cycle of *Amblyomma cajennense* (Acari: Ixodidae) in southeast Brazil. — Journal of Medical Entomology **40**: 170-178.

LABRUNA M.B., DA SILVA M.J., OLIVEIRA M.F., BARROS-BATTESTI D.M. & J. KEIRANS (2003b): New records and laboratory-rearing data for *Ixodes schulzei* (Acari: Ixodidae) in Brazil. — Journal of Medical Entomology **40**: 116-118.

LANE R.S., PEAVEY C.A., PADGETT K.A. & M. HENDSON (1999): Life history of *Ixodes* (*Ixodes*) *jellisoni* (Acari: Ixodidae) and its vector competence for *Borrelia burgdorferi* sensu lato. — Journal of Medical Entomology **36**: 329-340.

LEE R.E. Jr & J.G. BAUST (1987): Cold-hardiness in the antarctic tick, *Ixodes uriae*. — Physiological Zoology **60**: 499-506.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

LI A., POPOVA-BUTLER Q., DEAN D.H. & D.L. DENLINGER (2007): Proteomics of the flesh fly brain reveals an abundance of upregulated heat shock proteins during pupal diapause. — Journal of Insect Physiology **53**: 385-391.

LINDGREN E., TÄLLEKLINT L. & T. POLFELDT (2000): Impact of climatic change on the northern latitude limit and population density of the disease-transmitting european tick *Ixodes ricinus*. — Environmental Health Perspectives **108**: 119-123.

LINDSAY L.R., BARKER I.K., SURGEONER G.A., MCEWEN S.A., GILLESPIE T.J. & J.T. ROBINSON (1995): Survival and development of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) under various climatic conditions in Ontario, Canada. — Journal of Medical Entomology **32**: 143-152.

LINGEN VAN DER F.J., FOURIE L.J., KOK D.J. & J.M. ZYL VAN (1999): Biology of *Ixodes rubicundus* ticks under laboratory conditions: observations on oviposition and egg development. — Experimental and Applied Acarology **23**: 513-522.

LINTHICUM K.J.L, LOGAN T.M., KONDIG J.P. GORDON S.W. & C.L. BAILEY (1991): Laboratory biology of *Hyalomma truncatum* (Acari: Ixodidae). — Journal of Medical Entomology **28**: 280-283.

LONDT J.G.H. (1977): Oviposition and incubation in *Boophilus decoloratus* (KOCH, 1844) (Acarina: Ixodidae). — Onderstepoort Journal of Veterinary Research **44**: 13-20.

MATERNA J., DANIEL M., METELKA L. & J. HAR ARIK (2008): The vertical distribution, density and the development of the tick *Ixodes ricinus* in mountain areas influenced by climate changes (The Krkonoše Mts., Czech Republic). — International Journal of Medical Microbiology **298** S1: 25-37.

MERYMAN H.T. (1966): Review of biological freezing. — In: MERYMAN H.T. (ed.), Cryobiology. Academic Press, London: 1-114.

MICHAUD M.R. & D.L. DENLINGER (2006): Oleic acid is elevated in cell membranes during rapid cold hardening and pupal diapause in the flesh fly, *Sarcophaga crassipalpis*. — Journal of Insect Physiology **52**: 1073-1082.

MORRILL W.L., GABOR J.W. & D. WICHMAN (1993): Mortality of the wheat stem sawfly (Hymenoptera: Cephidae) at low temperatures. — Environmental Entomology **22**: 1358-1361.

NEEDHAM G.R., JAWORSKI D.C., CHEN C-P. & R.E. Jr LEE (1996): Cold-hardiness of a laboratory colony of Lone Star Ticks (Acari: Ixodidae). — Journal of Medical Entomology **33**: 706-710.

NORVAL R.A.I. (1977): Studies on the ecology of the tick *Amblyomma hebraeum* KOCH in the Eastern Cape Province of South Africa. II. Survival and development. — Journal of Parasitology **63**: 740-747.

OGDEN N.H., LINDSAY L.R., BEAUCHAMP G., CHARRON D.F., MAAROUF A., O'CALLAGHAN C.J., WALTNER-TOEWS D. & I.K. BARKER (2004): Investigation of relationships between temperature and developmental rates of the tick *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) in the laboratory and field. — Journal of Medical Entomology **41**: 622-633.

OGDEN N.H., BARKER I.K., BEAUCHAMP G., BRAZEAU S., CHARRON D.F., MAAROUF A., MORSHED M.G., O'CALLAGHAN C.J., THOMPSON R.A., WALTNER-TOEWS D., WALTNER-TOEWS M. & L.R. LINDSAY (2006): Investigation of ground level and remote-sensed data for habitat classification and prediction of survival of *Ixodes scapularis* in habitats of southeastern Canada. — Journal of Medical Entomology **43**: 403-414.

OVERGAARD J., SØRENSEN J.G., PETERSEN S.O., LOESCHKE V. & M. HOLMSTRUP (2005): Changes in membrane lipid composition following rapid cold hardening in *Drosophila melanogaster*. — Journal of Insect Physiology **51**: 1173-1182.

PADGETT K.A. & R.S. LANE (2001): Life cycle of *Ixodes pacificus* (Acari: Ixodidae): Timing of developmental processes under field and laboratory conditions. — Journal of Medical Entomology **38**: 684-693.

PEAVEY C.A. & R.S. LANE (1996): Field and laboratory studies on the timing of oviposition and hatching of the western black-legged tick, *Ixodes pacificus* (Acari: Ixodidae). — Experimental and Applied Acarology **20**: 695-711.

PFEIFER R. (1990): Zur Ökologie von *Argas walkerae* KAISER und HOOGSTRAAL, 1969. — Dissertation Ludwig-Maximilians-Universität München: 1-158.

POUND J.M., HILBURN L.R. & J.E. GEORGE (1993): Implications of selection and hybridization studies on the mode of inheritance of photoperiodically induced developmental diapause in laboratory strains of the Lone Star Tick (Acari: Ixodidae). — Journal of Medical Entomology **30**: 100-106.

PUNYUA D.K. (1992): A review of the development and survival of ticks in tropical Africa. — Insect Science and its Application **13**: 537-544.

RANDOLPH S.E., GREEN R.M., HOODLESS A.M. & M.F. PEACEY (2002): An empirical quantitative framework for the seasonal population dynamics of the tick *Ixodes ricinus*. — International Journal of Parasitology **32**: 979-989.

RICKARDS J., KELLEHER M.J. & K.B. STOREY (1987): Strategies of freeze avoidance of larvae of the goldenrod gall moth *Epiblema scudderiana*: winter profiles of a natural population. — Journal of Insect Physiology **33**: 443-450.

RYABOVA I.N. (1971): Influence of temperature on speed of beginning of oviposition and embryonic development in *Haemaphysalis japonica*. — Doklady Irkutsk Protiv. Inst. **9**: 243-244 (NAMRU Translation T575).

SALT R.W. (1963): Delayed inoculative freezing of insects. — Canadian Entomologist **95**: 1190-1202.

SALT R.W. (1966): Factors influencing nucleation in supercooled insects. — Canadian Journal of Zoology **44**: 117-133.

SCHUMAKER T.T.S., LABRUNA M.B., ABEL I.D.S. & P.T.S. CLERICI (2000): Life cycle of *Ixodes* (*Ixodes*) *loricatus* (Acari: Ixodidae) under laboratory conditions. — Journal of Medical Entomology **37**: 714-720.

SIUDA K. (1981): Investigations on the biology of the tick *Argas* (*Argas*) *polonicus* SIUDA, HOOGSTRAAL, CLIFFORD et WASSEF, 1979 (Acarina; Ixodides; Argasidae) 3. Effect of temperature and relative humidity. — Folia Biologica (Krakow) **29**: 11-39.

SMITH C.M. (1946): Biology and control of the American Dog Tick. — Technical Bulletin No. 905. United States Department of Agriculture, Washington D.C.: 1-74.

SMITH M.W. (1972): The life history of *Ixodes canisuga* (JOHNSON 1849) under laboratory conditions. — Annals of Tropical Medicine and Parasitology **66**: 281-286.

SONENSHINE D.E. (1988): Diapause in tick vectors of disease. — In: MONATH T.P. (ed.), The arboviruses: Epidemiology and ecology. CRC Press, Boca Raton, Florida: 219-244.

SONENSHINE D.E. (1993): Biology of ticks. Vol. 2. — Oxford University Press, New Yorck: 1-465.

SPEYBROECK N., MADDER M., BRANDT J., CHUNGU H., VAN DEN BOSSCHE P., MBAO V. & D. BERKVENS (2003): Questing activity of *Rhipicephalus appendiculatus* (Acari: Ixodidae) nymphs: a random process? — Physiological Entomology **28**: 356-361.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

SPEYBROEK N., LINDSEY P.J., BILLIOUW M., MADDER M., LINDSEY J.K. & D.L. BERKVENS (2006): Modeling diapause termination of *Rhipicephalus appendiculus* using statistical tools to detect sudden behavioural changes and time dependencies. — Environmental and Ecological Statistics **13**: 69-87.

STARK U. & R. GOTHE (2001): Studies on the critical water mass, rehydration capability and potential, acute chill tolerance and supercooling point of *Argas* (*Persicargas*) *walkerae* (Acari: Argasidae). — Onderstepoort Journal of Veterinary Research **68**: 11-20.

STREY III O.F., TEEL P.D., RING D.R. & M.T. LONGNECKER (1991): Modeling embryo development and emergence of *Boophilus annulatus* (Acari: Ixodidae). — Journal of Medical Entomology **28**: 165-173.

SUTHERST R.W. & A.S. BOURNE (1991): Development, survival, fecundity and behaviour of *Haemaphysalis* (*Kaiseriana*) *longicornus* (Ixodidae) at two locations in southeast Queensland. — International Journal of Parasitology **21**: 661-672.

TÄLLEKLINT L. & T.G.T. JAENSON (1998): Increasing geographical distribution and density of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in central and northern Sweden. — Journal of Medical Entomology **35**: 521-526.

TANAKA K. & T. UDAGAWA (1993): Cold adaptation of the terrestrial isopod, *Porcellio scaber*, to subnivean environments. — Journal of Comparative Physiology B **163**: 433-438.

TAUBER, M.J., TAUBER C.A. & S. MASAKI (1986): Seasonal adaptations of insects. — Oxford University Press, New York: 1-411.

TERBLANCHE J.S., MARAIS E. & S.L. CHOWN (2007): Stage-related variation in rapid cold hardening as a test of the environmental predictability hypothesis. — Journal of Insect Physiology **53**: 455-462.

VANDYK J.K., BARTHOLOMEW D.M., ROWLEY W.A. & K.B. PLATT (1996): Survival of *Ixodes scapularis* exposed to cold. — Journal of Medical Entomology **33**: 6-10.

VEGA LA R. & G. DIAZ (2000): Thermal constant estimation in tropical horse tick, *Anocentor nitens* (Acari: Ixodidae). — Annals of the New York Academy of Sciences **916**: 298-302.

WHARTON D.A. & W. BLOCK (1993): Freezing tolerance in some antarctic nematodes. — Functional Ecology **7**: 578-584.

WORLAND M.R. (2005): Factors that influence freezing in the sub-Antarctic springtail *Tullbergia antarctica*. — Journal of Insect Physiology **51**: 881-894.

WORLAND M.R., BLOCK W. & G. GRUBOR-LAJSIC (2000): Survival of *Heleomyza borealis* (Diptera, Heleomyzidae) larvae down to -60 °C. — Physiological Entomology **25**: 1-5.

YAO W.B. (1988): Effect of temperature on the development of *Hyalomma asiaticum* KOZLOVI OLENEV. (Engl. Abstract). — Acta Entomologica Sinica **31**: 55-59.

YOUNG S.R. & W. BLOCK (1980): Experimental studies on the cold tolerance of *Alaskozetes antarkticus*. — Journal of Insect Physiology **26**: 189-200.

ZAHLER M. & R. GOTHE (1995a): Effect of temperature and humiditiy on egg hatch, moulting and longevity of larvae and nymphs of *Dermacentor reticulatus* (Ixodidae). — Applied Parasitology **36**: 53-65.

ZAHLER M. & R. GOTHE (1995b): Effect of temperature and humiditiy on longevity of unfed adults and on oviposition of engorged females of *Dermacentor reticulatus* (Ixodidae). — Applied Parasitology **36**: 200-211.

ŽÁKOVSKÁ A. & J. NETUŠIL (2007): Influence of environmental factors on the occurrence of *Ixodes ricinus* ticks in the urban locality of Brno – Pisárky, Czech Republic. — Journal of Vector Ecology **32**: 29-33.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Hans DAUTEL
IS Insect Services GmbH
Haderslebener Str. 9
D-12163 Berlin
E-Mail: dautel@insectservices.de